

Циклические изменения характеризуют различные процессы на клеточном, тканевом, органном и организменном структурных уровнях. Так, с определенной периодичностью изменяется содержание гликогена в клетках печени, количество клеток, редуцирующих ДНК или делящихся митозом, происходит вылет имаго из куколок у плодовых мух или свечение одноклеточной водоросли *Gonyaulax*, обуславливающее свечение морской воды. Многочисленны примеры таких изменений у растений: поднятие и опускание листьев или движение лепестков в зависимости от времени суток, опорожнение спор из спорангиев у грибов и водорослей.

Биологические ритмы различаются продолжительностью цикла. Около часовые ритмы характеризуют временную организацию некоторых внутриклеточных метаболических процессов, например синтез и выделение белкового секрета клетками некоторых желез. Их изучение начато сравнительно недавно. Изменения растений и животных в связи со сменой времен года, издавна привлекавшие внимание людей, являются примером ритмов с годовой периодичностью.

Интенсивно изучаются суточные (циркадные) ритмы, которые заключаются в закономерных изменениях физиологических показателей организма в зависимости от времени суток.

Суточные ритмы многих физиологических процессов являются эндогенными, т. е. определяются механизмами, действующими в самом организме. В пользу этого говорит, например, сохранение ритма, зависящего от фотопериодичности, даже после помещения организма в условия постоянного освещения. Так, мыши, существующие в течение нескольких поколений при постоянном освещении, по возвращении в условия чередования света и темноты, воспроизводили нормальную суточную периодичность двигательной активности.

Суточные ритмы реагируют на действие внешних факторов, прежде всего чередование света и темноты, высоких и низких температур. При этом изменяется положение фаз ритмических изменений. У человека, например, при переходе к образу жизни, противоположному обычному (бодрствование ночью, сон днем), через 9—10 сут наблюдается смена фаз ритма колебаний температуры тела. Внешние факторы способствуют выявлению эндогенных суточных ритмов путем синхронизации ритмических изменений отдельных клеток или особей. Например, в популяциях плодовых мух, выдерживаемых в постоянных условиях освещения, регистрируется неперiodический вылет имаго из куколок. После воздействия светом благодаря синхронизации процесс становится периодическим. Таким образом, внешние факторы могут служить указателем времени.

Средняя длина периодов суточных ритмов у растений варьирует от 22 до 28 ч, у животных в большинстве случаев этот показатель укладывается в пределы 23—25 ч. Существуют определенные индивидуальные колебания длины периодов. При постоянных условиях длительность цикла активности у четырех мышей составила в одном из опытов от 25,0 до 25,4 ч.

Эндогенные суточные ритмы ограничивают осуществление тех или

иных функций определенным временем суток. Это имеет большое приспособительное значение, так как приводит организм в состояние «готовности» по отношению к ожидаемым условиям среды в определенное время. Так, вечерние прыжки лососей, требующие соответствующего энергетического подкрепления, совпадают с максимумом активности поедаемых насекомых. Благодаря эндогенному ритму организмы сохраняют экологически целесообразную ориентировку во времени суток, несмотря на периодическое выключение внешних указателей времени, например в связи с непогодой.

Хронобиология представляет собой интенсивно развивающуюся область науки, однако до сих пор нет отчетливого понимания механизма биологических часов или способов сопряжения эндогенных ритмов и циклических изменений внешних факторов. Между тем познание указанного механизма имеет большое значение, например для выбора оптимального режима активности человека. Так, ночная работа в режиме «12-часовая смена, 24-часовой отдых» менее благоприятна, чем многодневная ночная работа, укладывающаяся в суточный ритм. Данные о суточном ритме клеточной пролиферации используются при выборе времени назначения лекарств, действующих на делящиеся клетки, например в онкологических клиниках.

Глава 7

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюционное учение представляет собой фундаментальное научное обобщение. Вот уже более ста лет оно оказывает решающее влияние на состояние всех отраслей биологии. Под эволюцией понимают необратимый, постепенный, закономерный процесс исторического развития (филогенеза) природы. Эволюция заключается в образовании приспособлений, возникновении и исчезновении биологических видов, преобразовании биогеоценозов и биосферы, при этом на отдельных ее этапах появляются группы живых существ с более прогрессивными по сравнению с предшественниками чертами структурно-функциональной организации. В результате биологической эволюции на Земле сложились предпосылки к появлению социального существа — человека. Ведущая роль в эволюции принадлежит процессу видообразования или микроэволюции. Одновременно выделяют «надвидовую» эволюцию или макроэволюцию, представляющую собой историческое развитие групп надвидового ранга — родов, семейств, отрядов. Историческое развитие на уровне классов и типов иногда обозначают как мегаэволюцию.

7.1. ОЧЕРК ПО ИСТОРИИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

7.1.1. Эволюционные представления в древнем мире

Представления о возникновении разнообразия живых форм в результате саморазвития природы уходят корнями в глубь веков. В древнеиндийских текстах Аюрвед, датируемых несколькими тысяче-



Аристотель (IV век до н.э.)

появились растения, а затем животные. Демокрит (V век до н.э.) отмечал приспособление отдельных органов к выполняемым функциям. Аристотель (384—322 годы до н.э.) указывал на черты сходства и различия у отдельных живых существ и составил классификацию растений и животных. Ф. Энгельс назвал мысли древних философов «гениальными догадками». Одновременно он подчеркивал их умозрительный, натурфилософский характер, поскольку зачастую они были плодом размышлений и не опирались на данные систематических наблюдений природы. Таким образом, представления мыслителей древности отличались незавершенностью и включали элементы очевидной фантазии. По этой причине было бы неправильно рассматривать античных мыслителей как предшественников современных эволюционистов.

7.1.2. Эволюционная идея в биологии конца XVII — начала XVIII веков

Период Средневековья характеризовался общим упадком культурной жизни человечества. Расцвет искусства и наук в эпоху Возрождения (XV—XVI век), послуживший началом рождения современных представлений о природе, коснулся и биологии. Естествоиспытатели этого периода освоили огромный фактический материал из области ботаники, зоологии, анатомии. К XVI веку относятся первые многочисленные описания растительного и животного мира. В XVII веке У. Гарвей создает учение о малом и большом круге кровообращения, Г. Галилей

¹ Натурфилософия — умозрительное истолкование природы, взятой в целом. В натурфилософской оценке мира сочетаются фантастические представления с диалектической идеей развития.

летями до н.э., указывается, что человек произошел от обезьяны. За два тысячелетия до н.э. в Китае существовали учения, допускающие превращения одних организмов в другие путем их постепенных изменений. Мысль о развитии всего многообразия неодушевленных и одушевленных природных объектов путем превращения органического числа элементарных начал неоднократно высказывалась мыслителями древней Греции. Гераклит (конец IV — начало V века до н.э.) рассматривал движение как основу мира. Эмпедокл (V век до н.э.) считал, что все существующее происходит из четырех начал, таких как огонь, вода, воздух и земля, управляемых объединяющей и разъединяющей силами — любовью и ненавистью, причем первыми из живых существ

конструирует микроскоп, а Р. Гук и М. Мальпиги открывают новое направление в исследовании биологических структур — микроскопическую анатомию и цитологию. Вместе с тем господствующее положение в мировоззрении заняло учение об абсолютной неизменности природы. Считалось, что современные виды растений и животных установлены раз и навсегда в момент их возникновения. При этом подчеркивалась изначальная целесообразность природных процессов, строения и физиологических отправления организма. Причину этого видели в сотворении мира высшим существом — творцом, поэтому само учение получило название креационизма (от лат. creatio — создаю, творю). Объяснение приспособленности живых существ к условиям жизни, гармонии в природе высшей мудростью творца, действующего с заранее намеченной целью, составляет основу телеологического (от греч. teleos — стремящийся к цели) взгляда на источник изначальных свойств организма. Креационизм, отражая идеалистические представления о природе, неизменно поддерживался религией. Телеология же прямо вела к теологическому (от греч. theos — бог), божественному объяснению органической целесообразности. Эти концепции находили значительное число приверженцев до середины XIX века.

Исследуя животный и растительный мир, тела неживой природы и сопоставляя их между собой, естествоиспытатели XVII—XVIII веков отмечали различную сложность объектов изучения, в результате чего был сформулирован принцип градации и указано на наличие переходных форм между неживым и живым, растениями и животными, что нашло отражение в «лестницах естественных тел». Так, Ш. Бонне (1720—1793) начинает такую «лестницу» с «тонких материй», воздуха и воды через металлы, камни, кораллы и далее грибы, растения, чувствующие растения, насекомых, червей, рыб, летающих рыб, водных птиц и просто птиц, летучую мышь, четвероногих, обезьян доводит ее до человека и продолжает через «ангельские чины» различных рангов до бога. Даже если отвлечься от того, что теология находила прямое отражение в «лестницах естественных тел», последовательность положения неодушевленных и одушевленных объектов, закономерное расположение живых организмов в ней, не связывалось авторами с мыслью о развитии природы. Речь шла об общей конструкции мира, созданного мудростью творца и с тех пор существующего в неизменном виде. Такое понимание соответствует метафизическим представлениям, господствующим в науке в XVIII веке, которые воплотились в создаваемых в это время искусственных классификациях растений и животных.

7.1.3. Эволюционная идея у естествоиспытателей и философов второй половины XVIII века

Под влиянием научных фактов и новых философских идей во второй половине XVIII века намечается ревизия креационизма в пользу эволюционной идеи. Это прослеживается в сочетаниях французских материалистов. Ж. Ламетри (1709—1751) в «Человеке-машине» отмечает сходство человека и животных по происхождению и некоторым чертам строения. Д. Дидро (1713—1784) в «Мыслях об объяснении природы»

говорит о существовании в прошлом прототипа всех животных, трансформация признаков которого в естественных условиях и привела к появлению современных форм. Идея развития звучит в этот период в трудах ряда биологов. Ж. Бюффон (1707—1788) в «Естественной истории» выдвигает положение об образовании живых существ из неорганических веществ и изменении их под влиянием среды, например ландшафта. Сходство в строении животных он объясняет общностью происхождения. Эволюционизм второй половины XVIII века не выходит однако за рамки трансформизма (от лат. trans — пере, forma — форма), который видит развитие органического мира в простом превращении одних видов растений и животных в другие. Ограниченность трансформизма заключается в том, что он лишен понимания развития как исторического процесса, который благодаря закономерным движущим силам обеспечивает определенную направленность органической эволюции, разнообразие живых форм, появление прогрессивных типов структурно-функциональной организации. Положительное значение трансформизма обусловлено его направленностью против креационизма, представлений о неизменяемости видов, утверждением принципа развития природы под влиянием естественных факторов.

7.1.4. Развитие эволюционной идеи в России в XVIII веке

Материалистические тенденции в объяснении мира и идея развития нашли отражение в научной мысли России XVIII века. Основоположник русской науки М. В. Ломоносов (1711—1765) утверждал первичность материи, определение ею сущности природных тел и явлений. В качестве основного свойства материи он называл движение, понимаемое как развитие. Материалистичны идеи А. Н. Радищева (1749—1802), изложенные в трактате «О человеке, его смертности и бессмертии». Он писал, что бытие вещей независимо от силы познания о них существует само по себе и что в это бытие нельзя проникнуть иначе, как через опыт. В построенной им «лестнице вещей» А. Н. Радищев обходится без божественных чинов. Ступени «лестницы» соответствуют значительным этапам развития природы — превращению неорганических веществ в органические, возникновению у живых существ новых качеств, таких как ощущение, мышление. Отражением идеи развития в эмбриологии была концепция эмбриогенеза К. Ф. Волифа (1733—1794), который в противовес метафизической теории преформизма утверждал, что развитие зародыша идет от простого к сложному. Русский ученый К. Ф. Волиф обращал внимание на изменчивость животных и растений, причину которой он видел в действии климатических факторов и особенностях питания.

7.1.5. Эволюционная теория Ж. Б. Ламарка

Представления о развитии природы, изложенные выше, занимают почетное место в истории естествознания. Диалектико-материалистические тенденции, прослеживаемые в них, на протяжении веков противостояли метафизическому, идеалистическому и теологическому

восприятию мира. Многие из них можно рассматривать как гениальные предвидения великих умов, однако они несли в себе лишь элементы эволюционизма, никогда не поднимаясь до уровня эволюционной теории. Причины этого заключались в малочисленности фактов, которые составили бы фундамент такой теории, недостаточном общем уровне развития биологических и других естественных наук.

Первая эволюционная теория была создана в начале XIX века Жаном Батистом Ламарком (1744—1829). Наряду с утверждением идеи развития и попыткой обосновать ее фактическим материалом из области зоологии и ботаники, Ж. Б. Ламарк поставил вопрос о причинах и механизмах эволюционных преобразований. В своей теории он прежде всего отмечает искусственный характер таксономиче-



Ж. Б. Ламарк (1744—1829)

ских единиц, используемых биологами в классификациях органического мира. По его мнению в природе нет ни классов, ни родов, ни видов. Они являются продуктами человеческого ума, созданными для упорядочения представлений о мире. Природа же создает только особей, т. е. реально существует последовательный ряд существ, для которого характерны «постепенные переходы между соседними видами и даже родами». Причину таких переходов и непрерывности ряда в целом Ж. Б. Ламарк видит в изменчивости организмов, результаты которой определяются двумя силами. Во-первых, в природе действует принцип градации, заключающийся в последовательном и непрерывном усложнении и усовершенствовании живых существ в процессе развития природы. Подобная градация не зависит от влияния на организм внешних условий и является следствием внутреннего стремления организмов к совершенствованию. Во-вторых, на живые существа постоянно и случайным образом действуют многочисленные факторы среды обитания, которые вмешиваются в осуществление принципа градации и приводят к отклонениям от непрерывного усовершенствования. Ж. Б. Ламарк пишет: «Теперешнее состояние животных есть, с одной стороны, следствие нарастающей сложности организации — сложности, стремящейся к правильной градации, а с другой — результат влияния крайне многих и весьма различных внешних обстоятельств, постоянно стремящихся нарушить правильность градации в усложнении организации». К приведенным двум моментам, определяющим направление изменчивости организмов во времени, и сводится сущность эволюционной теории Ж. Б. Ламарка, значительная роль в которой отводится внешним условиям. Влияние этих условий на животных осуществляется косвенным путем через первичное изменение потребностей и привычек, которое вызывает новые формы деятельности и как

следствие интенсивное упражнение одних органов и относительную бездеятельность других. Упражнение органов стимулирует их развитие, укрепление, увеличение, неупражнение — недоразвитие, уменьшение, вплоть до исчезновения. Результатом этого служат изменения формы, структуры организма, которые передаются по наследству и таким путем закрепляются в потомстве. Зависимость состояния органов от их упражнения и сохранения изменений в потомстве путем их прямого наследования известны как два закона Ж. Б. Ламарка. Для низших животных и растений, где связь между потребностями и привычками и формами деятельности менее очевидна, Ж. Б. Ламарк допускал непосредственное влияние внешних условий.

Непрерывный ряд организмов в соответствии с принципом градации напоминает «лестницу существ» Ш. Бюффона. Скопство здесь, однако, видимое. Отличие заключается в том, что по Ж. Б. Ламарку — это ряд последовательно развивающихся форм. Заложив в основу этого ряда принцип историзма, Ж. Б. Ламарк внес в биологию совершенно новую идею, в корне подрывающую метафизический взгляд на природу. Именно в этом заключается большое значение теории Ламарка. Представления Ж. Б. Ламарка о зависимости состояния и развития органов от внешних формирующих воздействий могут рассматриваться как стремление к научному, материалистическому объяснению эволюции животных. Но этот материализм остается механистическим, так как сводит сложное явление исторического развития к изменению простых физиологических процессов. Вслед за многими предшественниками Ламарк подчеркивал целесообразность строения и проявлений жизнедеятельности живых существ, адекватность их ответов на внешние факторы. Однако целесообразность в органическом мире Ламарк объяснял стремлением организмов к усовершенствованию, которое рассматривал как изначальное, внутренне присущее свойство живых форм. В этом объяснении проявляется идеализм эволюционной теории Ж. Б. Ламарка.

7.1.6. Эволюционная теория Ч. Дарвина

Возникновению эволюционной теории Ч. Дарвина (1809—1882) способствовали социально-экономические и естественнонаучные предпосылки. К середине XIX века Англия достигла значительных успехов в развитии промышленности и средств сообщения, в интенсификации сельскохозяйственного производства, селекции. В относительно короткий срок путем скрещиваний и браковки были выведены ценные породы овец, свиней, крупного рогатого скота, кур, новые сорта культурных растений. Роста уверенности в возможности широкого произвольного изменения живых форм. Господствующие в то время в науке метафизические представления о неизменности видов вступали в противоречие с новыми фактами. Для освоения колоннальных владений организовывались экспедиции, в состав которых входили биологи, привозившие богатейшие научные материалы о разнообразии и особенностях флоры и фауны различных уголков земного шара. В кругосветном плавании на экспедиционном корабле «Бигль», продолвшемся 5 лет, принял участие Ч. Дарвин.

В первые десятилетия XIX века наука, все еще находясь в идейном отношении под влиянием метафизических воззрений, обогатилась рядом фундаментальных обобщений, способствовавших утверждению эволюционной идеи. Важное место среди них принадлежит теории Ч. Лайеля (1797—1875) о медленном и непрерывном развитии земной поверхности под действием постоянных геологических факторов, таких как вода, ветер, вулканы, остывание раскаленных недр. Эта теория исключала катастрофы как ведущий фактор эволюции планеты, а следовательно, и органического мира. В области биологии значительных успехов достигла сравнительная анатомия (Э. Сент-Илер, Ж. Кювье, И. В. Гете), были заложены основы научной палеонтологии (Ж. Кювье) и эмбриологии (К. Бэр).



Ч. Дарвин (1809—1882)

Элементы эволюционизма в этот период встречаются в трудах ряда крупных биологов. Так, по Э. Сент-Илеру выживание видов в природе зависит от их приспособленности к среде. К. Бэр называет вопрос происхождения органической жизни важнейшим в биологии. Для его решения он привлекает материал по изменчивости домашних животных, данные по ископаемым формам, географическому распространению животных. Встречаются отдельные высказывания в пользу значения естественного отбора в эволюции организмов. Однако это были разрозненные мысли, не подтвержденные достаточно обоснованными фактами. Заслуга Ч. Дарвина состоит в том, что он, с одной стороны, дал систематическое, полное для своего времени изложение доказательств эволюции, а с другой — предпринял успешную попытку вскрыть сущность эволюционного процесса, показав его движущие силы.

По Ч. Дарвину, в основе эволюции лежит взаимодействие таких природных явлений, как: 1) изменчивость; 2) наследственность; 3) борьба за существование; 4) естественный отбор; 5) расхождение признаков.

Вслед за некоторыми предшественниками Ч. Дарвин обращает внимание на выраженную изменчивость живых форм и отводит ей в эволюции важное место. Новое, внесенное им в представления об изменчивости, заключается в разграничении ненаследственных и наследственных изменений и утверждение первостепенной роли в процессе эволюции последних. Рассматривая вопрос о причинах изменений, Ч. Дарвин выделяет определенную и неопределенную изменчивость. Неопределенными изменениями он называет те, которые появляются у организмов внезапно, причем их направление у разных особей различно, и в этом смысле они случайны. Именно с такими изменениями связывая эволюцию, определенная изменчивость вызывается воздействиями известной природы. Такие изменения не наследуются.

Важная роль в эволюционном процессе отводится наследственности. Ч. Дарвин отмечает распространённость этого явления, приводит в доказательство фактический материал, известный в его время. Вместе с тем ему не удалось вскрыть законы наследственности. Опубликование известного исследования Г. Менделя в 1865 г. пришлось на период активной работы Ч. Дарвина над теорией эволюции, однако оно осталось неизвестным Ч. Дарвину, как и большинству его современников. Придавая большое значение неопределённым, случайным изменениям, Ч. Дарвин должен был объяснить факт целесообразной приспособленности организмов к среде обитания, закономерный характер изменений строения живых существ в процессе эволюции. Возникновение и закрепление новых разновидностей и видов при случайном характере первичной изменчивости Ч. Дарвин связал с явлением борьбы за существование и естественным отбором. Борьбу за существование Ч. Дарвин понимает в широком метафорическом смысле — это любая зависимость одного организма от другого или же от условий окружающей среды. Он выделяет три формы борьбы за существование. Конституциональная борьба зависит от variability конституции организмов, что обуславливает разное соответствие их особенностям действия абиотических факторов среды, например климата. Межвидовая борьба происходит между организмами разных видов. Содержанием внутривидовой борьбы служит столкновение интересов особей одного вида. Борьбу за существование Ч. Дарвин связывает со стремлением организмов размножаться в геометрической прогрессии. Благодаря этой борьбе из огромного числа особей каждого вида, которое появляется на свет, до взрослого состояния доживает лишь незначительная часть, остальные же погибают в результате жизненной конкуренции, «борьбы за жизнь». Преимущества в борьбе обуславливают не только сохранение жизни особи, но и успех в оставлении потомства. Вследствие борьбы за существование в природе происходит естественный отбор. Под естественным отбором Ч. Дарвин понимал «перевешивание наиболее приспособленных» или же избирательное «сохранение полезных индивидуальных отличий или изменений и уничтожение вредных». Благодаря борьбе за существование и отбору в процессе эволюции накапливаются полезные, биологически целесообразные особенности строения организма. Борьба за существование и естественный отбор происходят в природе постоянно и приводят к появлению новых живых форм. Значительную роль в формировании Ч. Дарвином концепции естественного отбора сыграли его наблюдения о значении искусственного отбора в происхождении пород домашних животных.

Представления об изменчивости, наследственности, борьбе за существование и естественном отборе как ведущих движущих силах эволюции Ч. Дарвин дополнил указанием на роль дивергенции,

¹ Конституция (от лат. constitutio — устройство) — совокупность морфологических и функциональных характеристик организма — выражается в определённом типе телосложения и других свойствах, например половых различий на внешние воздействия.

расхождения признаков. По Ч. Дарвину виды с малой изменчивостью в силу ограниченных возможностей приспособиться к меняющимся условиям жизни обречены на вымирание. Напротив, наиболее приспособленные от среднего уровня формы в пределах видов со значительной изменчивостью имеют высокие шансы на выживание вследствие ослабления конкуренции и освоения разнообразных экологических ниш. Особое значение принцип дивергенции имеет для объяснения эволюции и надвидовом уровне и возникновения родов, семейств, отрядов.

Эволюционная теория Ч. Дарвина открыла новую эру в биологии. Она подорвала основы метафизических, телесологических и теологических взглядов на природу и её происхождение. Ф. Энгельс отмечал, что Дарвин «... нанес сильнейший удар метафизическому взгляду на природу, доказав, что весь современный органический мир, растения и животные, а, следовательно, также и человек, есть продукт процесса развития». По оценке В. И. Ленина «Дарвин... впервые поставил биологию на вполне научную почву»². Познавание законов эволюции, начавшееся с трудов Ч. Дарвина, расширяет горизонты науки и даёт возможность осмыслить факты специальных биологических дисциплин, таких как морфология, эволюция, зоология, физиология, биохимия, ботаника. В области практической биологии теория Ч. Дарвина указала путь к созданию естественной системы органического мира. Основанием к группированию организмов в такой системе служит их генеалогия, степень исторического, филогенетического родства.

7.1.7. Развитие дарвинизма в XIX веке

Эволюционная теория Ч. Дарвина была встречена современниками с большим интересом. Издание «Происхождения видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь» (1859) разошлось в первый же день его появления. Положения теории Ч. Дарвина вызвали ожесточенную критику со стороны тех, кто видел в них disproвержение религиозных догм. В лице передовых естествоиспытателей того времени эволюционная теория нашла горячую поддержку. Значительную роль в утверждении дарвиновских идей сыграли публичные выступления и труды Т. Гексли (Англия), Аза Грея (США), Э. Геккеля (Германия), К. А. Тимирязева (Россия). Они способствовали проникновению дарвинизма в различные области науки о жизни, следствием чего явилось создание сравнительного метода в зоологии и эмбриологии. Результаты, полученные с помощью теории Ч. Дарвина, служили прежде всего укреплению самой эволюционной идеи. Дарвинизм составил теоретический фундамент развития палеонтологии, экологии, биогеографии. Не будет преувеличением сказать, что в течение более чем полувека мировая наука развивалась под непосредственным влиянием дарвинизма.

Наряду с пропагандой эволюционной теории предпринимались

² Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 19, с. 205.

³ Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. 1, с. 139.

попытки пересмотра определенных положений дарвинизма. Так, Э. Геккель¹, полностью принимая концепцию Ч. Дарвина о естественном отборе, одновременно признавал первостепенное значение определенной изменчивости. Он некритически объединял взгляды Ч. Дарвина и Ж. Б. Ламарка. Согласно Ламарку, эволюция происходит путем направленных и передающихся по наследству изменений организмов в ответ на прямое или косвенное действие среды. Согласно Дарвину, эволюция осуществляется в результате мелких, неопределенных изменений организмов, которые закрепляются естественным отбором.

Признание за естественным отбором исключительной роли в эволюции характерно для неоваринизма. Видный представитель этого направления А. Вейсман (1834—1914) отвергал наличие внутренних, заложенных в природе живых существ факторов эволюции в виде «принципа градаций» или «стремления к усовершенствованию» Ж. Б. Ламарка. Столь же негативно его отношение к наследованию благоприятных признаков, служащих результатом упражнения или неупражнения органов. Главным фактором эволюции по Вейсману является естественный отбор, который и производит все видовые приспособления. Создав концепцию о неизменяемой зародышевой плазме и связав ее с половыми клетками, А. Вейсман видел источник новых наследственных изменений в смещении, перекombинации наследственных зачатков гамет родителей в процессе полового размножения. Ограничивая изменчивость амфимиксисом, А. Вейсман отходит от понимания изменчивости как всеобщего свойства живых существ, чем принижает ее роль в эволюции. Борясь с «ламаркизмом», А. Вейсман считал эволюционную теорию от идеализма, но отставшая неизменяемость наследственных зачатков, он способствовал возрождению метафизических взглядов.

Представители неоламаркизма считали, что естественный отбор не обеспечивает всех результатов эволюции, так как он не создает ничего нового. По К. Негелю (1817—1891), в результате борьбы за существование и естественного отбора формируются фенологические особенности, тогда как морфологические признаки зависят от способности организмов совершенствоваться. К. Негель проводит аналогию между процессом индивидуального развития и эволюцией. Как в первом, так и во втором случае закономерное развитие от простого к сложному обуславливается внутренними причинами, т. е. свойствами изменяющегося живого вещества. Благодаря этим свойствам изменчивость организмов изначально происходит по определенным направлениям. К. Негель сводил закономерности исторического развития к физиологическим и механическим явлениям в организме, что типично для механоламаркизма. Еще одно неоламаркистское течение конца XIX века психоламаркизм (Э. Коп, 1840—1897) связывало историческое развитие с особой силой роста, специфичной для каждого вида организмов и

¹ Иоганн Э. Геккель видел учение Ж. Б. Ламарка по забвению, рассмотрев его в книге «Общая морфология», он первый поставил имя Ж. Б. Ламарка как автора эволюционной теории рядом с именем Дарвина.

направляющей наследственную изменчивость. Для механо- и психоламаркизма в одинаковой мере характерно признание изначальной целесообразности изменений живых существ в эволюции, что неизбежно приводит к идеализму в вопросах происхождения жизни и природы движущих сил исторического развития органического мира.

В XIX век уходит корнями мутационная теория эволюции русского ботаника С. И. Коржинского (1861—1900) и голландского ботаника Г. де Фриза (1848—1935). Согласно этой теории, образование новых видов происходит не путем постепенных изменений, а внезапно, скачкообразно, без промежуточных переходных форм. В качестве примера Г. де Фриз использовал наблюдения над златерой — растением с выраженной способностью давать новые разновидности. Живой организм представлялся Г. де Фризу суммой независимых друг от друга наследственных единиц, а видообразование — чисто количественным процессом изменения этих единиц. Мутационная теория основывается на механистических представлениях о развитии, в ней принижена роль естественного отбора.

В истории эволюционной идеи, охватывающей период от первых догадок древних мыслителей до начала текущего столетия, выделяют следующие периоды: 1) непосредственно предшествовавший появлению теории Ч. Дарвина; 2) распространения дарвинизма; 3) критики и даже отрицания дарвиновских представлений о ходе эволюционного процесса. Первая половина XX века ознаменовалась выдающимися открытиями в области генетики, цитологии, физико-химической биологии и экологии. Положения эволюционной теории Ч. Дарвина осмысливались в свете механизмов наследственности и изменчивости, популяционной структуры вида, закономерностей существования и развития биогеоценозов и биосферы. В результате обобщения достижений многих областей биологии родилась современная синтетическая теория эволюции (СТЭ). Центральное место в ней отводится учению о популяциях, а также анализу природы элементарного эволюционного материала и элементарных эволюционных факторов.

7.2 ПОНЯТИЕ О ВИДЕ

Видом называют совокупность особей, сходных по основным морфологическим и функциональным признакам, кариотипу, поведенческим реакциям, имеющих общее происхождение, заселяющих определенную территорию (ареал), скрещивающихся в природных условиях исключительно между собой и при этом производящих плодовитое потомство. Видовая принадлежность особи определяется по соответствию ее перечисленным критериям: морфологическому, физиологическому, цитогенетическому, этологическому, экологическому и др. Наиболее важный признак вида — полная генетическая (репродуктивная) изоляция, заключающаяся в нескрещиваемости особей данного вида с представителями других видов.

Со времен К. Линнея вид служит основной единицей систематики. Особое положение вида среди других систематических единиц (таксонов) обосновывается тем, что в этой группировке отдельные особи

существуют реально. В составе вида в природных условиях особь рождается, достигает половой зрелости и выполняет свою главную биологическую функцию — участвуя в репродукции, обеспечивает продолжение рода. В отличие от вида таксоны надвидового ранга, такие как род, отряд, семейство, класс, тип не являются ареной реальной жизни организмов. Выделение их в естественной системе органического мира отражает результаты предшествующих этапов исторического развития живой природы. Распределение организмов по надвидовым таксонам указывает на степень их филогенетического родства.

Важнейшим фактором объединения организмов в виды служит половой процесс. Представители одного вида, скрещиваясь друг с другом, обмениваются наследственным материалом, что ведет к рекомбинации в каждом поколении генов (аллелей), составляющих генотипы отдельных особей. В результате достигается нивелировка различий между организмами внутри вида и длительное сохранение основных морфологических, физиологических и прочих признаков, отличающих один вид от другого. Благодаря половому процессу происходит также объединение генов (аллелей), распределенных по генотипам разных особей, в общий генофонд (аллелофонд)¹ вида. Этот генофонд включает в себе весь объем наследственной информации, которым располагает вид на определенном этапе его существования.

Формулировка вида, приведенная выше, не может быть применена к агамным (некоторые микроорганизмы, синезеленые водоросли), самооплодотворяющимся и строго партеногенетическим организмам. Группировки таких организмов, эквивалентные виду, выделяют по сходству фенотипов, общности ареала, близости генотипов по происхождению. Практическое использование понятия «вид» даже у организмов с половым размножением нередко затруднено. Это обусловлено динамичностью видов, проявляющейся во внутривидовой изменчивости, «размытости» грани ареала, образовании и распаде внутривидовых группировок различного объема и состава (популяций, рас, подвидов). Динамичность видов является следствием действия элементарных эволюционных факторов.

7.3. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИИ

В природных условиях организмы одного вида заселяют ареал неравномерно, отмечается чередование участков повышенной и пониженной концентрации особей (рис. 105). В результате вид распадается на группировки или популяции, соответствующие зонам более плотного заселения. Действительно, радиусы индивидуальной активности отдельных особей ограничены. Так, виноградная улитка (*Helix pomacea*) способна преодолеть расстояние в несколько десятков метров, оидатра (*Ondatra zibetica*) — в несколько сот метров, песец (*Lepus lagopus*) — в несколько сот километров. Благодаря этому размножение (репро-

¹ Объем генетической информации, который распространяет вид или популяция, обуславливается совокупностью наследственных задатков во всех аллельных формах. Таким образом, более полно объем наследственной информации отражает термин «аллелофонд», наиболее употребим — «генофонд».



Рис. 105. Неравномерное распределение особей в пределах ареала вида

а — сплошной; б, в — островной или островной тип

дуктивные ареалы) в основном приурочено к территориям с повышенной плотностью организмов. Вероятность случайных скрещиваний (панмиксии), обуславливающая из поколения в поколение эффективную рекомбинацию генов, внутри «стущений» оказывается выше, чем в зонах между ними и в среднем для вида. Таким образом, в репродуктивном процессе генофонд вида предоставлен генофондами популяций. Популяцией называют группу особей одного вида, населяющих определенную территорию (ареал) достаточно долго (в течение многих поколений), в которой фактически осуществляется сравнительно высокий уровень панмиксии и которая в определенной степени отделена от других таких групп той или иной формой изоляции.

7.3.1. Экологические характеристики популяции

Экологически популяция характеризуется величиной, оцениваемой по занимаемой территории (ареалу) и численности особей с учетом возрастного и полового состава популяции. Размеры ареала зависят от «радиуса индивидуальной активности» организмов данного вида и особенностей природных условий на соответствующей территории. Численность особей в популяциях организмов разных видов варьирует. Так, количество стрекоз (*Leucorrhinia albifrons*) в популяции на одном из подмосковных озер достигало 30 000, тогда как численность популяции земляной улитки (*Succinea nemoralis*) оценивалась в 1000 экземпляров. Существуют минимальные значения численности, при которых популяция способна поддержать себя во времени, а сокращение численности ниже этого минимума приводит к вымиранию популяции. Величина популяции постоянно колеблется, что зависит от изменений экологической ситуации. Так, оленью благоприятного по кормовым условиям года популяция диких кроликов на одном из островов у юго-западного побережья Англии состояла из 10 000 особей. После холодной малокормовой зимы число особей упало до 100. Возрастная структура популяций организмов разных видов варьирует в зависимости от продолжительности жизни, интенсивности размножения, возраста достижения половой зрелости. Половой состав популяций обуславлива-

¹ Определение справедливо для видов с половым размножением.

ется эволюционно закрепленными механизмами формирования первичного (на момент зачатия), вторичного (на момент рождения) и третичного (во взрослом состоянии) соотношения полов.

7.3.2. Генетические характеристики популяции

Генетически популяция характеризуется ее генофондом (аллелофондом), который представлен совокупностью аллелей, образующих генотипы организмов данной популяции. Генофонды природных популяций отличаются наследственное разнообразие (генетическая гетерогенность или полиморфизм), генетическое единство, динамическое равновесие доли особей с разными генотипами.

1 Наследственное разнообразие связано с наличием в генофонде одновременно различных аллелей отдельных генов. Первично оно создается мутационным процессом. Мутация, будучи обычно рецессивными и не влияя на фенотипы гетерозиготных организмов, сохраняется в генофондах популяций в скрытом от естественного отбора состоянии. Накапливаясь, они образуют «резерв наследственной изменчивости». Благодаря комбинативной изменчивости этот резерв используется для создания в каждом поколении новых комбинаций аллелей. Объем такого резерва огромен. Так, при скрещивании организмов, различающихся по 1000 локусам¹, каждый из которых представлен десятью аллелями, количество вариантов генотипов достигает 10^{1000} , что превосходит число электронов во Вселенной.

2 Генетическое единство популяции обуславливается достаточным уровнем панмиксии. В условиях случайного подбора скрещивающихся особей источником аллелей для генотипов организмов последовательных поколений является генофонд популяции.

3 В пределах генофонда популяции доли генотипов, содержащих разные аллели одного гена, при соблюдении некоторых условий из поколения в поколение не изменяется. Эти условия описываются основным законом популяционной генетики, сформулированным в 1908 г. английским математиком Дж. Харди и немецким врачом-генетиком Г. Вайнбергом. В популяции из бесконечно большого числа свободно скрещивающихся особей, в отсутствии мутаций, избирательной миграции организмов с различными генотипами и давления естественного отбора первоначальные частоты аллелей сохраняются из поколения в поколение. Допустим, что в генофонде популяции, удовлетворяющей описанным условиям, некий ген представлен аллелями A_1 и A_2 , обнаруживаемыми с частотой p и q . Соответственно, особи данной популяции образуют p гамет с аллелем A_1 и q гамет с аллелем A_2 . Если скрещивания происходят случайным образом, то доля половых клеток, соединяющихся с гаметами A_1 , равна p , а доля половых клеток, соединяющихся с гаметами A_2 , — q . Возникающее в результате описанного цикла размножения поколение F_1 образовано генотипами A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_1 , A_2A_2 , количество которых описывается как $(p+q) \cdot (p+q) = p^2 + 2pq + q^2$ (рис. 106). По достижении половой

зрелости особи A_1A_1 и A_1A_2 образуют по одному типу гамет — A_1 или A_2 — с частотой, пропорциональной числу организмов указанных генотипов (p^2 и q^2). Особи A_1A_2 образуют оба типа гамет с равной частотой ($\frac{2pq}{2}$). Таким образом, доля гамет A_1 в поколении F_2 составит:

$$p^2 + \frac{2pq}{2} = p^2 + p(1-p) = p,$$

а доля гамет A_2 составит:

$$q^2 + \frac{2pq}{2} = q^2 + q(1-q) = q.$$

Так как частоты гамет с разными аллелями в поколении F_2 в сравнении с родительским поколением не изменились, поколение F_2 будет представлено организмами с генотипами A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_1 в том же соотношении: $p^2 + 2pq + q^2$. Благодаря этому очередной цикл размножения произойдет при наличии p гамет A_1 и q гамет A_2 . Аналогичные расчеты можно провести для локусов с любым числом аллелей. В основе сохранения частот аллелей лежат статистические закономерности случайных событий в больших выборках.

Закон Харди — Вайнберга описывает условия генетической стабильности популяции. Популяция, генофонд которой не изменяется в ряду поколений, называется менделевской. Генетическая стабильность менделевских популяций ставит их вне процесса эволюции, так как в таких условиях приостанавливается действие естественного отбора. Выделение менделевских популяций имеет чисто теоретическое значение. В природе эти популяции не встречаются. В законе Харди — Вайнберга перечислены условия, закономерно изменяющие генофонды популяций. К указанному результату приводят, например, факторы, ограничивающие свободное скрещивание (панмиксию), такие, как конечная численность организмов в популяции, изоляционные барьеры, препятствующие случайному подбору брачных пар. Генетическая инертность преодолевается также благодаря мутациям, притоку в популяцию или оттоку из нее особей с определенными генотипами, отбору.

7.3.3. Место видов и популяций в эволюционном процессе

Учитывая общую адаптивную (приспособительную) направленность эволюции, виды, возникающие в результате этого процесса, представляют собой совокупности организмов, так или иначе приспособленных к определенной среде. Эта приспособленность сохраняется на протяжении длительного ряда поколений благодаря наличию в генофондах и передаче потомству при размножении соответствующей биологической информации. Из этого следует, что при мало

Популяция			
		A_1 частота p	A_2 частота q
Спермато- иды	A_1 частота p	A_1A_1 p^2	A_1A_2 q^2
	A_2 частота q	A_2A_1 p^2	A_2A_2 q^2

Рис. 106. Закономерное распределение генотипов в ряду поколений в зависимости от частоты образования гамет разных типов. Закон Харди — Вайнберга объяснение в тексте

¹ Число локусов (генов) у человека приближает эту цифру на 2–3 порядка.

меняющихся условиях обитания сохранность вида во времени зависит от стабильности, консерватизма его генофонда. С другой стороны, стабильные генофонды не обеспечивают выживания в случае изменения условий жизни в историческом развитии планеты. Такие генофонды дают меньше возможностей для расширения ареала вида и освоения новых экологических ниш в текущий исторический период. Популяционная структура вида позволяет совместить долговременность приспособлений, сформировавшихся на предшествующих этапах развития, с эволюционными и экологическими перспективами. Генофонд вида фактически распадается на генофонды популяций, каждый из которых отличается собственным направлением изменчивости. Популяция — это генетически открытые в рамках вида группировки организмов. Межпопуляционные миграции особей, сколь бы незначительными они не были, препятствуют углублению различий и объединяют популяции в единую систему вида. Однако в случае длительной изоляции, например пространственной, некоторых популяций от остальной части вида первоначально минимальные различия нарастают. В конечном итоге это приводит к генетической (репродуктивной) изоляции, что соответствует появлению нового вида. В эволюционный процесс непосредственно включены отдельные популяции, а завершается он образованием вида. Таким образом, популяция является элементарной эволюционирующей единицей, тогда как вид — качественным этапом эволюции, фиксирующим ее существенный результат.

7.4. ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ. ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Согласно синтетической теории эволюции элементарное эволюционное явление, с которого начинается видообразование, заключается в изменении генетического состава (генетической конституции или генофонда) популяции. События и процессы, способствующие преодолению генетической инертности популяций, приводящие к изменению их генофондов, называются элементарными эволюционными факторами. К ним относятся мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор.

7.4.1. Мутационный процесс

Изменения наследственного материала половых клеток в виде геновых, хромосомных и геномных мутаций происходят постоянно. Особое место в этом процессе принадлежит геномным мутациям, приводящим к возникновению серий аллелей и таким образом к разнообразию содержания биологической информации.

Влияние мутационного процесса на видообразование носит двойной характер. Изменяя частоту одного аллеля по отношению к другому, он оказывает на генофонд популяции прямое действие. Еще большее значение имеет формирование за счет мутантных аллелей резерва наследственной изменчивости. Это создает условия для варьирования

аллельного состава генотипов организмов в последовательных поколениях путем комбинативной изменчивости. Благодаря мутационному процессу поддерживается высокий уровень наследственного разнообразия природных популяций. Совокупность аллелей, возникающих в результате мутаций, составляет исходный элементарный эволюционный материал, который используется в процессе видообразования как основа действия других элементарных эволюционных факторов.

Хотя отдельная мутация — событие редкое, общее число мутаций значительно. Допустим, что некая мутация возникает с частотой 1 на 100 000 гамет, количество локусов в геноме составляет 10 000, численность особей вида в одном поколении равна 100 млн., а каждая особь производит 1000 гамет. При таких условиях по всем локусам за поколение в генофонде вида произойдет 10^{10} мутаций. За среднее время существования вида, равное нескольким десяткам тысяч поколений, количество мутаций составит 10^{14} . Большинство мутаций первоначально оказывает на фенотип особей неблагоприятное действие, однако, будучи рецессивными, мутантные аллели обычно присутствуют в генофондах популяций в гетерозиготных по соответствующему локусу генотипах. Благодаря этому достигается тройственный положительный результат: 1) исключается непосредственное отрицательное влияние мутантного аллеля на фенотипическое выражение признака, контролируемого данным геном; 2) путем сохранения аллелей, не имеющих приспособительной ценности в настоящих условиях существования, но могущих приобрести такую ценность в будущем или при освоении новых экологических ниш, создается резерв наследственной изменчивости; 3) благодаря явлению гетерозиса (гибридной мощности) многие мутации, неблагоприятные по их прямому фенотипическому выражению, в гетерозиготном состоянии нередко повышают относительную жизнеспособность организмов. Хотя доля полезных мутаций мала, их абсолютное количество в пересчете на поколение или период существования вида может быть большим. Допустим, что одна полезная мутация приходится на миллион вредных. Тогда в рассмотренном выше примере среди 10^{10} мутаций за одно поколение 10^4 будут полезными. За время существования вида его генофонд обогатится 10^{14} полезными мутациями.

Мутационный процесс, выполняя роль элементарного эволюционного фактора, происходит постоянно на протяжении всего периода существования жизни, а отдельные мутации возникают многократно у разных организмов. Генофонды популяций испытывают непрерывное давление мутационного процесса. Это компенсирует высокую вероятность потери в ряду поколений единичной мутации.

7.4.2. Популяционные волны

Популяционными волнами или «волнами жизни» (С. С. Четвериков) называют периодические или аperiodические колебания численности организмов в природных популяциях. Это явление распространяется на все виды животных и растений, а также на микроорганизмы. Причины колебаний часто имеют экологическую природу. Так, размеры

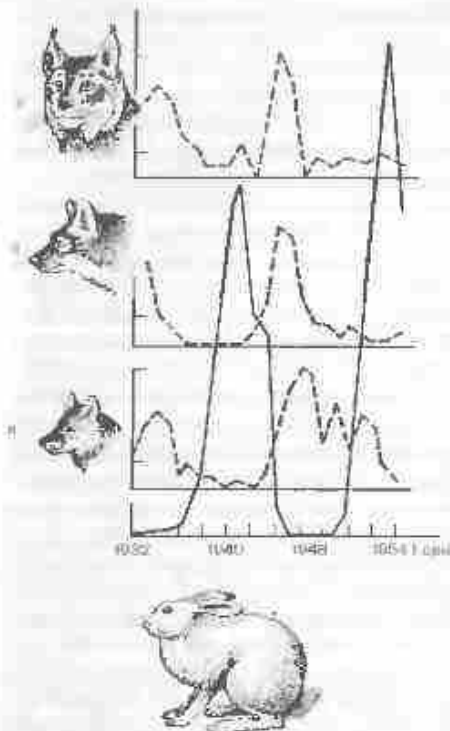


Рис. 107. Колебания численности особей в популяциях хищников и жертв. Непрерывная линия: а — волк, б — лисица, в — заяц; пунктирная линия: ж — заяц. Численность особей дана в процентах к максимальному до периода регулирования численности, принятому за 100%.

разных видов варьируют. Так, для одной из зауральских популяций майских жуков отмечены изменения количества особей в 10^5 раз.

Изменение генофондов популяций происходит как на подъеме, так и на спаде популяционной волны. При росте численности организмов наблюдается слияние ранее разобщенных популяций и обогащение их генофондов. Так как популяции по своему генетическому составу уникальны, в результате такого слияния возникают новые генофонды с измененными по сравнению с исходными частотами аллелей. В условиях возросшей численности интенсифицируются межпопуляционные миграции особей, что также способствует перераспределению аллелей.

Рост количества организмов сопровождается расширением занимаемой территории. На гребне популяционной волны некоторые группы особей вытесняются за пределы ареала вида, оказываются в нетипичных условиях существования и испытывают действие новых факторов естественного отбора. Повышение концентрации особей в связи с

популяций «жертвы» (зайца) растут при ослаблении действия на них популяций «хищника» (рыси, лисицы, волка). Отмечается в этом случае увеличение кормовых ресурсов способствует росту численности хищников, что в свою очередь интенсифицирует истребление жертвы (рис. 107). Отдельные «высыпки» численности организмов некоторых видов, наблюдавшиеся в ряде регионов мира, были обусловлены деятельностью человека. В XIX—XX веках это наблюдалось в популяциях кроликов в Австралии, домовых воробьев в Северной Америке, канадской элодеи в Евразии. В настоящее время существенно возросли размеры популяций домашней мухи, находящей прекрасную кормовую базу в виде разлагающихся пищевых отходов вблизи поселений человека. Напротив, численность популяций домовых воробьев в городах падает вследствие прекращения широкого использования лошадей. Масштабы колебаний численности организмов

ростом их численности усиливает внутривидовую борьбу за существование.

При спаде численности наблюдается распад крупных популяций. Возникающие малочисленные популяции характеризуются измененными генофондами. В условиях массовой гибели организмов редкие мутантные аллели могут быть генофондом вида потеряны. При сохранении редкого аллеля его концентрация в генофонде малочисленной популяции автоматически возрастает. На спаде «волны жизни» часть популяций, как правило, небольших по размерам, остается за пределами обычного ареала вида и, испытывая действие необычных условий жизни, вымирает. Иногда, благодаря благоприятному генетическому составу, такие популяции переживают период спада численности. Будучи изолированными от основной массы вида, существуя в необычной среде, они нередко служат родоначальниками новых видов.

Популяционные волны — это эффективный фактор преодоления генетической инертности природных популяций. Вместе с тем их действие на генофонды не является направленным, поэтому они, так же как и мутационный процесс, подготавливают эволюционный материал к действию других элементарных эволюционных факторов.

7.4.3. Изоляция

Ограничение свободы скрещиваний (панмиксии) организмов называют изоляцией. Снижая уровень панмиксии, изоляция приводит к увеличению доли близкородственных скрещиваний. Сопутствующая этому гомозиготизация усиливает особенности генофондов популяций, которые создаются вследствие мутаций, комбинативной изменчивости, популяционных волн. Препятствуя нивелировке межпопуляционных генотипических различий, изоляция служит необходимым условием сохранения, закрепления и распространения в популяциях генотипов повышенной жизнеспособности.

В зависимости от природы факторов ограничения панмиксии различают географическую и биологическую изоляцию. Географическая изоляция заключается в пространственном разобщении популяций благодаря особенностям ландшафта в пределах ареала вида — наличию водных преград для «сухопутных» организмов, участков суши для видов-гидробионтов, чередованию возвышенных участков и равнин. Ей способствует малоподвижный или неподвижный (у растений) образ жизни. Так, на Гавайских островах популяции наземных улиток занимают долины, разделенные невысокими гребнями, преодоление которых моллюсками затрудняет сухость почвы и редколесье. Выраженная, хотя и не полная изоляция в течение многих поколений привела к ощутимым различиям фенотипов улиток из разных долин. В горах острова Оаху, например, один из видов улиток (*Achatinella mustelina*) представлен более чем сотней рас, выделяемых по морфологическим признакам. Пространственная изоляция может быть и при отсутствии видимых физико-географических барьеров. Причины ее в таком случае кроются в ограниченных «радиусах индивидуальной активности». Так, у «береговой» рыбы белелогий (*Zoarces viviparus*) в

зависимости от места обитания (устье или конец фиорда) уменьшается число позвонков и лучей некоторых плавников. Сохранение изменчивости объясняется оседлым образом жизни белдюги. Такая изменчивость наблюдается и у подвижных видов животных, например перелетных птиц с гнездовым консерватизмом. Так, молодь ласточек возвращается с зимовки на место своего рождения и гнездится в радиусе до 2 км от материнского гнезда, поэтому скрещивания у ласточек ограничиваются группой близко селящихся особей. В отличие от разделения барьерами эту разновидность изоляции обозначают как разделение расстоянием.

Биологическая изоляция возникает вследствие внутривидовых различий организмов и имеет несколько форм. К экологической изоляции приводят особенности окраски покровов или состава пищи, размножение в разные сезоны, у паразитов — использование в качестве хозяина организмов разных видов. Так, в Молдавии есть две несмешивающиеся популяции мышей — желтогорлая лесная мышь и степная. Фактором разделения их служит состав пищи. Разобшение популяций способствовало выявлению и усилению особенностей фенотипа степных мышей — они мельче и имеют иную форму черепа. В описанном примере экологическая изоляция дополняется территориальной. Сезонные расы, выделяемые по месту и времени нереста, описаны у лососевых, осетровых, карповых рыб. Длительная экологическая изоляция способствует дивергенции популяций вплоть до образования новых видов. Так, предполагают, что человеческая и свиная аскариды, морфологически сходные, произошли от общего предка. Их расхождению, согласно одной из гипотез, способствовал запрет на употребление человеком в пищу свиного мяса, который по религиозным соображениям распространялся длительное время на значительные массы людей. Экологическая изоляция существует благодаря нюансам ритуала ухаживания, окраски, запахов, «пения» самок и самцов из разных популяций. Так, подвиды щеглов — седоголовый (*Carduelis carduelis carduelis*) и черноголовый (*C. c. brevirostris*) имеют выраженные отметины на голове. Серые вороны (*Corvus corone corone*) из крымской и североукраинской популяций, внешне неразличимые, отличаются карканьем. При физиологической изоляции препятствием к скрещиванию служат различия в структуре органов размножения или просто различия в размерах тела. У растений к этой форме изоляции ведет приспособление цветка к определенному виду опылителей.

Описанные формы изоляции, особенно в начальный период их действия, снижают, но не исключают полностью межпопуляционные скрещивания. Генетическая изоляция создает более жесткие, иногда непреодолимые барьеры скрещивания. Она заключается в несовместимости гамет, гибели зигот непосредственно после оплодотворения, стерильности или малой жизнеспособности гибридов.

Иногда разделение популяций начинается именно с генетической изоляции, к которой приводит полиплоидия или массивные хромосомные перестройки, резко изменяющие хромосомные наборы гамет мутантов по сравнению с исходными формами. Полиплоидия распространена среди растений (рис. 108). Разные виды плодовой мухи

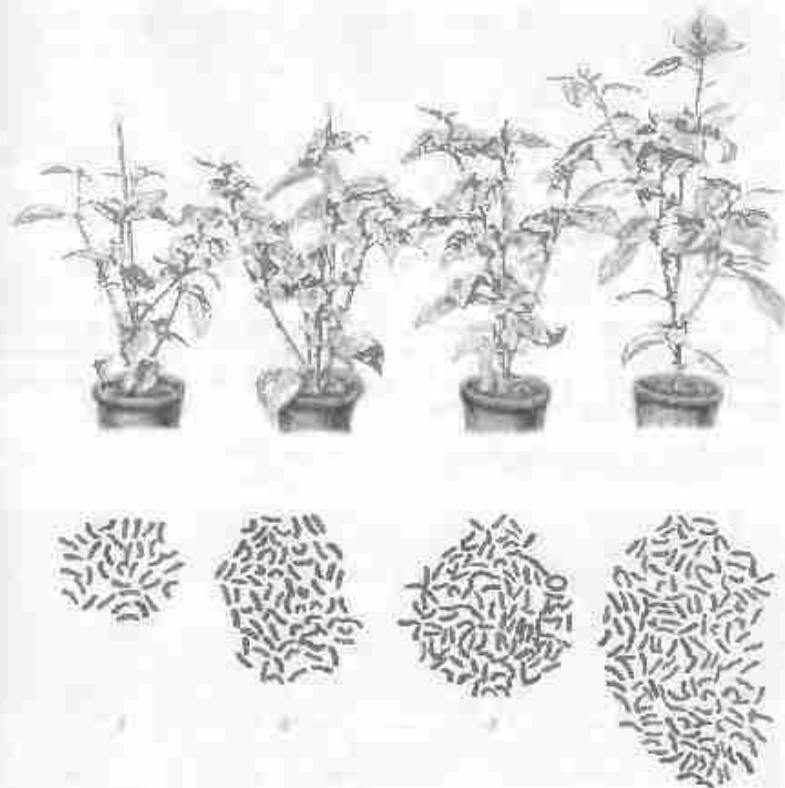


Рис. 108. Растения из набора хромосом и самоопыляющиеся клетки *Solanum elaeagnifolium* 2n=24, 48, 72, 144 хромосом.



Рис. 109. Снижение жизнеспособности гибридов как фактор разделения популяций серой и черной вороны.
1 — серый ворон, 2 — чёрный ворон.

нередко различаются хромосомными перестройками. Гибриды от скрещивания близкородственных форм со сниженной жизнеспособностью известны для серой и черной ворон. Указанный фактор изолирует популяции этих птиц в Европе (рис. 109). Чаше генетическая изоляция развивается вторично вследствие углубления морфологических различий организмов из популяций, длительно разобщенных другими формами изоляции. В первом случае генетическая изоляция предшествует дивергенции признаков и начинается процесс видообразования, во втором — она его завершает.

Изоляция в процессе видообразования взаимодействует с другими элементарными эволюционными факторами. Она усиливает генотипические различия, создаваемые мутационным процессом и генетической комбинацией. Возникающие благодаря изоляции внутривидовые группировки отличаются по генетическому составу и испытывают неодинаковое давление отбора.

7.4.4. Естественный отбор

В популяции организмов, размножающихся половым способом, существует большое разнообразие генотипов и, следовательно, фенотипов. Благодаря индивидуальной изменчивости в условиях конкретной среды обитания приспособленность разных генотипов (фенотипов) различна. В эволюционном контексте приспособленность определяют как произведение жизнеспособности в данной среде, обуславливающей большую или меньшую вероятность достижения репродуктивного возраста, на репродуктивную способность особи. Различия между организмами по приспособленности, оцениваемой по передаче аллелей следующему поколению, выявляются в природе с помощью естественного отбора. Главный результат отбора заключается не просто в выживании более жизнеспособных особей, а в относительном вкладе таких особей в генофонд дочерней популяции.

Необходимой предпосылкой отбора служит борьба за существование — конкуренция за пищу, жизненное пространство, партнера для спаривания. Естественный отбор происходит на всех стадиях онтогенеза организмов и обеспечивает в конечном итоге дифференциальное (избирательное) воспроизведение (размножение) генотипов. Благодаря естественному отбору аллели (признаки), повышающие выживаемость и репродуктивную способность, накапливаются в ряду поколений, изменяя генетический состав популяций в биологически целесообразном направлении. В природных условиях естественный отбор осуществляется исключительно по фенотипу. Отбор генотипов происходит вторично через отбор фенотипов, которые отражают генетическую конституцию организмов.

Как элементарный эволюционный фактор естественный отбор действует в популяциях. Популяция является полем действия, отдельные особи — объектами действия, а конкретные признаки — точками приложения отбора.

Эффективность отбора по качественному и количественному изменению генофонда популяции зависит от величины давления и

направления его действия. Величина давления выражается коэффициентом отбора (S), который характеризует интенсивность элиминации из репродуктивного процесса или сохранения, соответственно, менее или более приспособленных форм по сравнению с формой, принятой за стандарт приспособленности. Так, если некий локус представлен аллелями A_1 и A_2 , то популяция по генотипам делится на 3 группы: A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_2 . Обозначим приспособленность этих генотипов W_0 , W_1 , W_2 . Выберем в качестве стандарта первый генотип, относительная приспособленность которого максимальна и равна 1. Тогда приспособленности других генотипов составят доли этого стандарта:

$$\text{или } \frac{A_1A_1}{W_0} = 1, \quad \frac{A_1A_2}{W_1} = 1 - S_1, \quad \frac{A_2A_2}{W_2} = 1 - S_2.$$

Величины S_1 и S_2 означают пропорциональное снижение в очередном поколении воспроизводства генотипов A_1A_2 и A_2A_2 сравнительно с генотипом A_1A_1 .

Отбор особенно эффективен в отношении доминантных аллелей при условии их полного фенотипического проявления. Он идет медленно в отношении рецессивных аллелей и при неполном доминировании. На эффективность отбора влияет исходная концентрация аллеля в генофонде. При низких и высоких концентрациях отбор происходит медленно. Изменение доли доминантного аллеля в сравнении с рецессивным при коэффициенте отбора 0,01 приведено в табл. 22.

Таблица 22. Возрастанье частоты доминантного аллеля в сравнении с рецессивным при коэффициенте отбора 0,01

Время, %	Число поколений
0,1—1	250
1—50	500
50—98	5 000
98—99,9	90 000

В теории, упрощая ситуацию, допускают, что отбор действует на генотипы благодаря различиям в адаптивном значении отдельных аллелей. В реальности приспособительная ценность генотипов зависит от действия и взаимодействия всей совокупности генов. Оценка величины давления отбора по изменению концентрации конкретных аллелей технически часто невыполнима. Поэтому расчет проводят по изменению концентрации организмов определенного фенотипа. Пусть в популяции присутствуют организмы двух фенотипических классов A и B в отношении $\frac{C_A}{C_B} = U_1$. Вследствие различий по приспособленности происходит естественный отбор, который изменяет соотношение

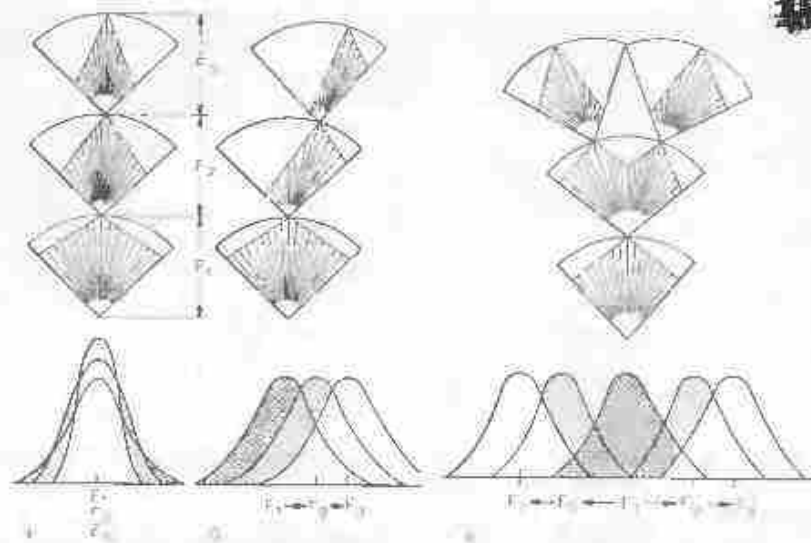


Рис. 110. Формы естественного отбора

а — стабилизирующая; б — движущая; в — дивергирующая; F_1, F_2, F_3 — последовательные поколения особей

особей с фенотипами А и Б. В следующем поколении оно станет:

$\frac{C_1}{C_2} U_2 = U_1 (1 + S)$, где S — коэффициент отбора. Отсюда $S = \frac{U_2}{U_1} - 1$. При селективном преимуществе фенотипов A $U_2 > U_1$, а

$S > 0$. При селективном преимуществе фенотипов B $U_2 < U_1$ и $S < 0$. Если приспособленность фенотипов A и B сопоставима и $U_2 = U_1$, то $S = 0$. В рассмотренном примере при $S > 0$ отбор сохраняет в популяции фенотипы A и элиминирует фенотипы B , при $S < 0$ имеет место обратная тенденция. Отбор, сохраняющий определенные фенотипы, по своему направлению является положительным, тогда как отбор, устраняющий фенотипы из популяции, — отрицательным.

В зависимости от результата различают стабилизирующую, движущую и дивергентную формы естественного отбора (рис. 110). Стабилизирующий отбор сохраняет в популяции средний вариант фенотипа или признака. Он устраняет из репродуктивного процесса фенотипы, уклоняющиеся от сложившейся адаптивной «нормы», приводит к преимущественному размножению типичных организмов. Так, сотрудник одного из университетов США подобрал после снегопада и сильного ветра 136 оглушенных воробьев (*Passer domesticus*). 72 выживших воробья имели крылья средней длины, тогда как 64 погибших птицы были либо длиннокрылыми, либо короткокрылыми. Стабилизирующая форма соответствует консервативной роли естественного отбора. При относительно постоянстве условий среды благодаря этой форме сохраняются результаты предшествующих этапов эволюции.

Движущий отбор обуславливает прогрессивное изменение фенотипа в определенном направлении, что проявляется в сдвиге средних значений отбираемых признаков в сторону их усиления или ослабления. Примером такого отбора служит замещение в популяции крабов (*Scapinus maspas*) животных с широким головогрудным щитком на животных с узким щитком в связи с увеличением количества ила (гавань Плимут, Англия). При смене условий обитания благодаря этой форме отбора в популяции закрепляется фенотип, более соответствующий среде.

Дивергентный отбор сохраняет несколько разных фенотипов с равной приспособленностью. Он действует против особей со средним или промежуточным значением признаков. Так, в зависимости от преобладающего цвета почвы виноградные улитки (*Succinea nemoralis*) имеют раковины коричневой, желтой, розовой окраски. Дивергентная форма отбора «разрывает» популяцию по определенному признаку на несколько групп. Она поддерживает в популяции состояние генетического полиморфизма.

В зависимости от формы отбор сокращает масштабы изменчивости, создает новую или сохраняет прежнюю картину разнообразия. Как и другие элементарные эволюционные факторы естественный отбор вызывает изменения в соотношении аллелей в генофондах популяций. Особенность его действия состоит в том, что эти изменения направлены. Отбор приводит генофонды в соответствие с критерием приспособленности, осуществляет обратную связь между изменениями генофонда и условиями обитания, накладывает на эти изменения печать биологической целесообразности (полезности). Естественный отбор действует совместно с другими эволюционными факторами. Поддерживая генотипическое разнообразие особей в ряду поколений, мутационный процесс, популяционные волны, комбинативная изменчивость создают для него необходимый материал.

Естественный отбор нельзя рассматривать как «сито», сортирующее генотипы по приспособленности. В эволюции ему принадлежит творческая роль. Исключая из репродукции генотипы с малой приспособительной ценностью, сохраняя благоприятные генные комбинации разного достоинства, он преобразует картину генотипической изменчивости, складывающуюся первоначально под действием случайных факторов, в биологически целесообразным направлением. Результатом творческой роли отбора служит процесс органической эволюции, идущей в целом по линии прогрессивного усложнения морфофизиологической организации, а в отдельных ветвях — по пути специализации.

7.4.5. Пути и способы видообразования

Процесс образования видов осуществляется в результате взаимодействия элементарных эволюционных факторов. Видообразование в типичных случаях заключается в разделении первоначально единого вида на два или более новых в связи с возникновением межпопуляционных изоляционных барьеров и углублением различий под действием естественного отбора вплоть до генетической изоляции. Такой процесс,

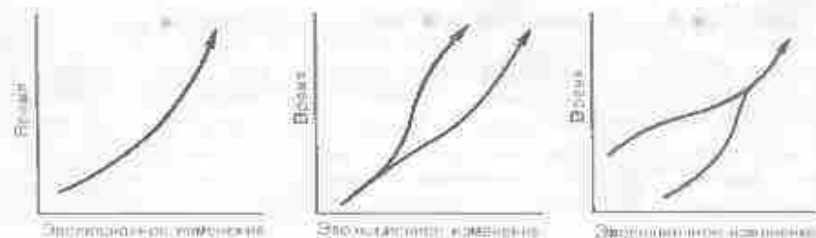


Рис. 111. Основные способы видообразования.

1 — филопатризм; 2 — аллопатризм (истинный); 3 — путь гибридного

ведущий к увеличению количества видов, называется истинным видообразованием. Выделяется также филопатрическое видообразование, которое заключается в постепенном превращении во времени одного вида в другой, что наблюдается при изменении условий во всем ареале. Известны примеры видообразования путем гибридизации. Перечисленные способы видообразования схематически изображены на рис. 111.

Существуют аллопатрический и симпатрический пути образования видов. При аллопатрическом видообразовании, называемом также географическим, препятствия к скрещиванию первично обусловлены пространственной изоляцией популяций, а генетическая изоляция развивается вторично. Так, некогда в Австралии существовал один вид попугайчиков рода *Pachyserphala*. В засушливый период единый ареал разделился на западную и восточную зоны, и со временем особи двух популяций приобрели морфофизиологические различия, которые исключили скрещивания, когда ареал вновь стал общим. Произошло образование из одного предкового вида двух новых. При симпатрическом видообразовании новый вид образуется внутри ареала исходного вида, и изоляция с самого начала является генетической. Такое положение создается в результате полиплоидии вследствие нарушений нормального хода мейоза, крупных хромосомных перестроек, межвидовой гибридизации. Аллопатрическое видообразование происходит медленно и дает виды, как правило, отличающиеся по морфофизиологическому критерию от вида-родоначальника. Симпатрический путь видообразования относительно быстрый и в результате него образуются виды, близкие к исходному по морфофизиологическим показателям. Большинство видов, особенно животных, возникает аллопатрическим путем. Симпатрическое видообразование на основе полиплоидии характерно для растений. Так, разные виды пшеницы составляют ряд с наборами 14, 28, 42 хромосомы. В клетках дикого хлопчатника 26 хромосом, а культурного — 52. Культурная слива возникла путем гибридизации терна с алычой. Примером гибридного вида служит рябинокильник, распространенный в лесах южной Якутии. Симпатрический путь видообразования у паразитов часто связан с освоением популяций новых хозяев.

7.4.6. Генетико-автоматические процессы (дрейф генов)

Мутации и комбинативная изменчивость, периодические колебания численности организмов, изоляция изменяют генофонды популяций случайным образом. Их действие совместно с естественным отбором в процессе видообразования придает биологической изменчивости в целом приспособительный характер. Выполнению отбором упорядочивающей роли препятствуют изменения концентрации аллелей, зависящие от случайных причин, которые обуславливают преимущественное размножение генотипов вне связи с их адаптивной ценностью. Динамика концентрации аллелей в генофондах последовательных поколений носит статистический характер, поэтому размах случайных колебаний частот аллелей увеличивается по мере сокращения численности популяции.

Расчеты показывают, что при воспроизведении 5000 потомков родительской популяцией с частотой некоего аллеля $p=0,50$ в 99,994% вариантов дочерних популяций колебания концентрации этого аллеля в силу случайных причин (в отсутствие отбора по этому аллелю) не выйдут за пределы 0,48—0,52. Если же родительская популяция мала и воспроизводит 50 потомков, то диапазон случайных колебаний концентрации наблюдаемого аллеля в том же проценте вариантов дочерних популяций составит 0,30—0,70. Случайные, не обусловленные действием естественного отбора колебания частот аллелей называют генетико-автоматическими процессами или дрейфом генов.

При значительном размахе колебаний в последовательных поколениях создаются условия для потери популяцией некоторых аллелей и закрепления других. В результате происходит гомозиготизация особей и затухание изменчивости. Предположим, что популяция состоит из четырех особей и имеет аллель с частотой $p=0,125$. Это означает, что указанный аллель присутствует в генофонде в единственном экземпляре у одной из особей, гетерозиготной по соответствующему locus.

Любое случайное стечение обстоятельств, исключающее такую особь из размножения, приведет к утрате аллеля и генофонд дочерней популяции будет его лишен. Вероятность утраты составит $1/2$ в случае одного, $1/4$ — двух, $1/8$ — трех потомков у данной особи. В популяции из 4000 организмов при $p=0,125$ минимум 500 особей имеют соответствующий аллель, причем в гомозиготном состоянии. Вероятность исключения всех этих особей из размножения в силу случайных обстоятельств ничтожно мала, что гарантирует переход аллеля в генофонд следующего поколения и его сохранение.

Дрейф генов обуславливает утрату ($p=0$) или фиксацию ($p=1$) аллелей в гомозиготном состоянии у всех членов популяции вне связи с их адаптивной ценностью. Он играет важную роль в формировании генофондов малочисленных групп организмов, изолированных от остальной части вида.

7.4.7. Наследственный полиморфизм природных популяций. Генетический груз

Процесс видообразования путем естественного отбора создает разнообразие живых форм, приспособленных к условиям обитания. Как удается совместить эти два результата? Среди разных генотипов, возникающих в каждом поколении благодаря резерву наследственной изменчивости и генетической комбинаторике, лишь ограниченное их число обуславливает максимальную приспособленность к конкретной среде. Можно предположить, что дифференциальное воспроизведение этих генотипов в конце концов приведет к тому, что генофонды популяций будут представлены лишь «удачными» аллелями и их комбинациями. В итоге произойдет затухание наследственной изменчивости и повышение степени гомозиготности генотипов. В природных популяциях, однако, наблюдается противоположное состояние — большинство организмов высоко гетерозиготно. Отдельные особи гетерозиготны по разным локусам, что повышает суммарную гетерозиготность популяции. Так, методом электрофореза на 126 особях рачка *Ephrausa superba*, представляющего главную пищу китов в антарктических водах, изучали 36 локусов, кодирующих первичную структуру ряда ферментов. По 15 локусам изменчивость отсутствовала, 21 локус имел по 3–4 аллельные формы. В целом в этой популяции рачков 58% локусов были гетерозиготными и имели по два и более аллелей. В среднем каждая особь имела 5,8% гетерозиготных локусов. Средняя степень гетерозиготности у растений составляет 17%, беспозвоночных — 13,4%, позвоночных — 6,6%. У человека этот показатель равен 6,7%. Столь высокую степень гетерозиготности нельзя объяснить только мутациями в силу их относительной редкости.

Наличие в популяции нескольких генетических форм (генотипов) в состоянии длительного равновесия в концентрации, превышающей по наиболее редкой форме 1%, называют полиморфизмом. Наследственный полиморфизм создается мутациями и комбинативной изменчивостью. Он поддерживается естественным отбором и бывает адаптационным и гетерозиготным (балансирующим). Адаптационный полиморфизм возникает, если в различных, но закономерно изменяющихся условиях жизни отбор благоприятствует разным генотипам. Так, в популяциях двухточечных божьих коровок (*Adalia bipunctata*) при уходе на зимовку преобладают черные жуки, а весной красные (рис. 112). Это происходит потому, что красные формы лучше переносят холода, а черные интенсивнее размножаются в летний период. Балансированный полиморфизм возникает, если отбор благоприятствует гетерозиготам в сравнении с рецессивными и доминантными гомозиготами. Так, в экспериментальной численно равновесной популяции мух (*Drosophila melanogaster*), содержащей сначала много мутантов с более темными телами (рецессивная мутация *ebony*), концентрация последних быстро падала, пока не стабилизировалась на уровне 10%

¹ Уменьшен наследственного разнообразия, для поддержания которого достаточно интенсивного процесса.

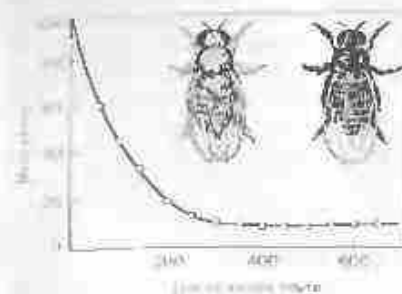
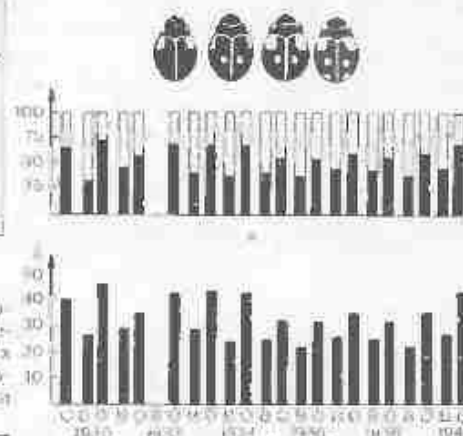


Рис. 113. Балансированный полиморфизм по локусу окраски тела в экспериментальной популяции мушкетеров. Слева — мутантная муха с черной окраской тела, справа — серая муха (дикий тип).

Рис. 112. Адаптивный полиморфизм у двухточечных божьих коровок.

— зимующая, серая (латеральная) и красная форма при зимовке (18) и в апреле (19) сбора. П — численность зимующих, — — — численность в апреле и в мае.



(рис. 113). Анализ показал, что в созданных условиях гомозиготы по мутации *ebony* и гомозиготы по аллелю дикого типа менее жизнеспособны, чем гетерозиготные мухи. Это и создает состояние устойчивого полиморфизма по соответствующему локусу.

Явление селективного преимущества гетерозигот называется сверхдоминантностью. Механизмы положительного отбора гетерозигот различны. Общим правилом является зависимость интенсивности отбора от частоты соответствующего фенотипа (генотипа). К примеру, рыбы, птицы, млекопитающие предпочитают обычные фенотипические формы добычи, «не замечая» редкие, а самцы относительно редких генотипов могут повышать конкурентоспособность за самок. Селективное преимущество гетерозигот обуславливается также явлением гетерозиса. Повышенная жизнеспособность межлинейных гибридов отражает, по-видимому, результат взаимодействия аллельных и неаллельных генов в системе генотипа в условиях гетерозиготности по многим локусам. Гетерозис наблюдается в отсутствие фенотипического проявления рецессивных аллелей. Это сохраняет скрытыми от естественного отбора неблагоприятные и даже летальные рецессивные мутации.

В силу разнообразия факторов среды обитания естественный отбор действует одновременно по многим направлениям, а его конечный результат зависит от соотношения интенсивности разных векторов отбора. Так, высокая концентрация полуметаллического аллеля серповидной формы эритроцитов человека в определенных районах земного шара поддерживается благодаря наложению на отрицательный отбор по этому аллелю интенсивного положительного контротбора по

суммарной приспособленности в условиях высокой заболеваемости тропической малярией. Конечный результат естественного отбора в популяции зависит от наложения многих векторов отбора и контротборов, благодаря чему достигается одновременно и стабилизация генофонда, и поддержание наследственного разнообразия.

Балансированный полиморфизм придает популяции ряд ценных свойств, что определяет его биологическое значение. Генетически разнородная популяция осваивает более широкий спектр условий жизни, использует среду обитания более эффективно. В ее генофонде накапливается большой объем резервной наследственной изменчивости. В результате она приобретает эволюционную гибкость и может, изменяясь в том или ином направлении, компенсировать колебания среды в ходе исторического развития.

В генетически полиморфной популяции из поколения в поколение рождаются организмы разных генотипов, приспособленность которых к условиям среды неодинакова. В каждый момент жизнеспособности такой популяции ниже уровня, который был бы достигнут при наличии в ней лишь наиболее «удачных» генотипов. Величина, на которую приспособленность реальной популяции отличается от приспособленности идеальной популяции из «лучших» генотипов, возможных при данном генофонде, называется генетическим грузом. Он представляет собой своеобразную плату за экологическую пластичность и эволюционные перспективы. Генетический груз служит неизбежным следствием генетического полиморфизма.

7.4.8. Адаптации организмов к среде обитания

Наряду с общей приспособленностью, зависящей от генотипа и в целом и измеряемой успехом в размножении, и процессе эволюции возникают приспособления или адаптации для решения организмом экологических задач, предъявляемых средой обитания. Отдельные адаптации — это постоянно возникающие в процессе развития жизни, изменяющиеся, совершенствующийся, иногда исчезающие эволюционно обусловленные приспособления к конкретным факторам среды. В результате выработки адаптаций достигается состояние адаптированности или соответствия морфологии, физиологии, поведения организмов занимаемым ими экологическим нишам, которые представляют собой всю совокупность условий среды и образа жизни данного организма.

Процесс выработки адаптаций происходит постоянно и в него вовлечены многие признаки организма. Эволюция птиц от рептилий исключала, например, последовательные изменения костей, мышц, покровов, конечностей. Увеличение грудной, перестройка гистологической структуры костей, придавшая им наряду с прочностью легкость, развитие оперения, обусловившего лучшие аэродинамические свойства и терморегуляцию, превращение пары конечностей в крылья, обеспечило решение проблемы полета. У некоторых представителей птиц впоследствии развились приспособления к наземному или водному образу жизни (страус, пингвин), при этом вторичные адаптации захватили

также ряд признаков. Пингвины, например, сменили крылья на плавники, а их покровы стали водонепроницаемыми.

Одна экологическая задача может решаться путем выработки разных адаптаций. Так, средством термоизоляции у медведей, песцов служит густой мех, а у китообразных — жировой подкожный слой.

Адаптации возникают в ответ на конкретную экологическую задачу, поэтому они всегда относительны. Относительность адаптаций заключается в ограниченности их приспособительного значения определенными условиями обитания. Так, приспособительная ценность пигментирования бабьих березовых пядениц по сравнению со светлыми формами очевидна лишь на заокоченных стволах деревьев. Приведенный пример показывает также, что о степени адаптивности признака можно судить, лишь сравнив два его разных состояния.

Приспособление образуется только при наличии в генофонде вида наследственной информации, способствующей изменению структур и функций в требуемом направлении. Так, млекопитающие и насекомые используют для дыхания, соответственно, легкие и трахеи, которые развиваются из разных зачатков под контролем разных генов. Нередко основу нового приспособления составляет предшествующая структура, которая выполняла другие функции, но изменилась в таком направлении и до такой степени, что смогла взять на себя новые функции. Наличие структур, способных расширить или изменить круг функций, называется преадаптацией. Так, некогда у рыб, обитавших в мелководных водоемах со стоячей и бедной кислородом водой, появились полые выросты в передней части пищевода и мускулистые плавники. Первая структура способствовала решению задачи дыхания, а вторая — перемещения по грунту, и позволила некоторым рыбам покидать на время водоемы. Первоначально такие выходы совершались, видимо, в дождливые дни или влажные ночи. Именно так делает в настоящее время американский сомика-кошка (*Ictalurus nebulosus*). Впоследствии эти структуры развились в легкие и конечности наземных животных. К адаптации иногда приводит новая мутация, которая, включившись в систему генотипа, изменяет фенотип в направлении более эффективного решения экологических задач. Этот путь возникновения адаптаций называется комбинативным.

Есть несколько классификаций адаптаций. По механизму действия выделяют приспособления пассивной защиты (высокая плодовитость, покровительственная, отпугивающая окраска), активной защиты, перемещения и добывания пищи (совершенствующие аппарат движения, нервную систему, органов чувств, развитие средств нападения у животных), к общественному образу жизни (разделение «труда» у пчел), к сожительству с другими организмами (симбиоз, паразитизм). В зависимости от характера изменения различают адаптации с усложнением или упрощением морфофизиологической организации. Последние типичны для паразитов. По масштабу приспособления делят на специализированные и общие. С помощью специализированных адаптаций организм решает конкретные задачи в узколокальных условиях жизни вида. К примеру, особенности строения языка муравьеда обеспечивают питание муравьями. Общие адаптации позволяют решать многие

задачи в широком спектре условий среды. К ним относятся внутренний скелет позвоночных и наружный членистоногих, гемолемма как переносчик кислорода и др. Такие адаптации способствуют освоению разнообразных экологических ниш, обеспечивают значительную экологическую и эволюционную пластичность и обнаруживаются у представителей крупных таксонов организмов. Так, перничный роговой покров предковых форм рептилий в процессе исторического развития дал покровы современных рептилий, птиц, млекопитающих. Масштаб приспособления варьируется в ходе эволюции той группы организмов, у которой оно возникло впервые.

7.4.9. Происхождение биологической целесообразности

Биологическая целесообразность организации живых существ проявляется в гармонии между морфологией, физиологией, поведением организмов разных видов и средой их обитания. Она заключается также в удивительной согласованности строения и функций отдельных частей и систем самого организма. Сторонники телеологического объяснения происхождения жизни видели в биологической целесообразности проявление мудрости творца природы. Телеологическое объяснение биологической целесообразности исходит из принципа «конечной цели», согласно которому жизнь развивается направленно в силу внутренне присущего стремления к известной цели. Со времен Ж. Б. Ламарка существуют гипотезы, связывающие биологическую целесообразность с принципом адекватности ответа организмов на изменения во внешних условиях и наследованием таких «благоприобретенных признаков». Убедительным аргументом в пользу целесообразности изменений под влиянием среды долго признавался факт «привыкания» микроорганизмов к лекарственным препаратам — сульфаниламидам, антибиотикам. Опыт В. и Э. Ледербергов показал, что это не так. Схема опыта приведена на рис. 114. В чашке Петри на поверхности твердой питательной среды микроб образует колонии (1). Специальным штампом (2) отпечаток всех колоний перенесли на среду со смертельной дозой антибиотика (3). Если в этих условиях вырастала хоть одна колония, то она происходила от колонии микробов, также устойчивых к данному препарату. В отличие от других колоний первой чашки Петри (4) она давала рост в пробирке с антибиотиком (5). Если число исходных колоний было велико, то среди них, как правило, находилась и устойчивая. Таким образом, речь идет не о направленном приспособлении микроба, а о состоянии преадаптации, которое обусловлено наличием в геноме микроорганизма аллеля, блокирующего действие антибиотика. Во многих случаях «устойчивые» микробы синтезируют фермент, разрушающий лекарственное вещество, в других — стенка клетки становится непроницаемой для препарата. Появлению штаммов микроорганизмов, устойчивых к лекарственным препаратам, способствует неправильная тактика врачей, которые, желая избежать побочных эффектов, назначают низкие, сублетальные дозы лекарств. Также можно объяснить появление форм, резистентных к ядам, среди насекомых и млекопитающих — среди мутантных организмов нахо-

дится устойчивая форма, которая подвергается положительному отбору в условиях действия отравляющего вещества. Например, устойчивость крыс к варфарину, используемому для их уничтожения, зависит от присутствия в геномном определенном доминантного аллеля.

Возможность «прямого приспособления» организмов к среде обитания, «переделки» природы путем ассимиляции условий, утверждалась некоторыми биологами еще в 40—50-е годы текущего столетия. Точки зрения, приведенные выше, соответствуют идеалистическим взглядам, и не могут объяснить биологическую целесообразность без привлечения идеи если не бога, то специальной цели или программы развития жизни, существовавших еще до ее возникновения.

Биологическая целесообразность строения и функций организмов складывается в процессе развития жизни. Она представляет собой историческую категорию. Об этом свидетельствует смена типов организации, занимающих господствующее положение в органическом мире планеты. Так, господство амфибий на протяжении почти 75 млн. лет сменилось господством рептилий, затнувшимся на 150 млн. лет. В периоды господства любой группы наблюдается несколько волн вымирания, которые изменяют относительный видовой состав соответствующего крупного таксона.

Появление любых адаптаций и биологической целесообразности в целом объясняется работой в природе на протяжении более чем 3,5 млрд. лет естественного отбора. Из множества случайных отклонений он сохраняет и накапливает наследственные изменения, имеющие приспособительную ценность. Это объяснение позволяет понять, почему биологическая целесообразность, если ее рассматривать в пространстве и времени, является относительным свойством живых существ и почему в конкретных условиях обитания отдельные приспособления достигают лишь той степени развития, которая достаточна для выживания в сравнении с приспособлениями конкурентов.

7.5. ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ И ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЮДЕЙ

7.5.1. Понятие о популяции людей

Размножение человека осуществляется половым способом, а репродуктивные ареалы индивидуумов в той или иной степени ограничены определенной группой населения. Это позволяет выделить в человеке-

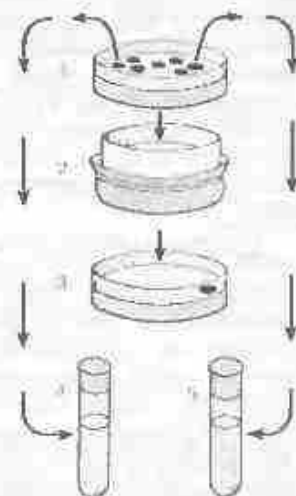


Рис. 114. Схема опыта, проверяющего факт прямого приспособления микроорганизмов к среде с антибиотиком. Обозначения в тексте.

ствесообщества, аналогичные популяциям в биологическом понимании этого термина. В антропогенетике популяцией называют группу людей, занимающих общую территорию и свободно вступающих в брак. Изоляционные барьеры, препятствующие заключению брачных союзов, нередко носят выраженный социальный характер (различия в вероисповедании). В формировании популяций людей главную роль играет не общность территории, а родственные связи.

Размер, уровень рождаемости и смертности, возрастной состав, экономическое состояние, уклад жизни служат демографическими показателями популяций людей. Генетически они характеризуются генофондами. Демографические показатели оказывают серьезное воздействие на состояние генофондов человеческих популяций, главным образом через структуру браков. Большое значение в определении структуры браков имеет размер группы. Популяции численностью 1500—4000 человек называют д е м а м и, популяции численностью до 1500 человек и з о л я т а м и. Для демов и изолятов типичен относительно низкий естественный прирост населения — для демов порядка 20%, для изолятов не более 25% за поколение. Частота внутригрупповых браков в них составляет 80—90% для демов и свыше 90% для изолятов, а приток лиц из других групп сохраняется на уровне 1—2% для демов и менее 1% для изолятов. В силу высокой частоты внутригрупповых браков члены изолятов, просуществовавших 4 поколения (примерно 100 лет) и более, являются не менее чем тронородными сибсами.

В больших по размерам популяциях распределение аллелей отдельных генов в генотипах индивидуумов последовательных поколений подчиняется закону Харди—Вайнберга. Это используется в медико-генетической практике для расчета доли гетерозигот—носителей определенного рецессивного аллеля. Так, в Швеции в 1965—1974 г. пораженные фенилкетонурией лица встречались с частотой примерно 1 : 40 000.

Исходя из законов Харди—Вайнберга, по локусу, представленному двумя аллелями, три возможных генотипа (A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2) распределяются с частотой p^2 , $2pq$, q^2 . Следовательно, $q^2 = 1/40\,000$, а $q = 1/200$. Частота доминантного аллеля нормального обмена фенилаланина равна: $p = 1 - q = 1 - 1/200 = 199/200$. Тогда, частота гетерозигот равна: $2pq = 2 \times 1/200 \times 199/200 = 2 \times 199/20\,000$. При найденных частотах доминантного и рецессивного аллелей популяция численностью 40 000 человек содержит одного больного фенилкетонурией (A_2A_2), 400 носителей вредного аллеля в гетерозиготном состоянии (A_1A_2). Остальные члены популяции гомозиготны по благоприятному доминантному аллелю (A_1A_1).

В табл. 23 приведены данные о частоте гетерозиготного носительства и соответствующей ей частоте гомозиготных индивидуумов с фенотипическим проявлением определенного аллеля. Даже по редким рецессивным аллелям количество гетерозигот оказывается достаточно высоким, чтобы это учитывалось при медико-генетическом консультировании вступающих в брак.

Таблица 23. Соотношение представительства в популяции гомозигот с соответствующим фенотипическим (патологическим) признаком и гетерозигот—носителей определенного аллеля (в пересчете на число членов популяции)

Встречаемость гомозигот (в пересчете на число членов популяции)	Встречаемость гетерозигот
1:10	1:23
1:100	1:56
1:1000	1:16
1:10 000	1:51
1:100 000	1:159
1:1 000 000	1:501

Клеточные и физико-химические механизмы наследственности и изменчивости универсальны для всех живых существ, включая человека. Очевидна зависимость жизнеспособности от особенностей генотипа индивидуума. Большую часть истории человечество было совокупностью более или менее изолированных в репродуктивном отношении групп. В отдельные исторические периоды происходили миграции значительных людских контингентов, сопровождавшиеся объединением ранее разобщенных групп, освоением новых территорий. В наши дни миграции населения интенсифицировались в связи с ростом численности людей, совершенствованием средств транспорта, неравномерным развитием экономики. Благодаря отмеченным моментам генофонды популяций людей испытывали ранее и продолжают испытывать в настоящее время действие элементарных эволюционных факторов. Социальность человека вносит в это действие определенную специфику.

7.5.2. Мутационный процесс

Мутационный процесс у человека сходен с таковым у других живых форм по всем основным показателям — средней частоте мутирования на геном за поколение, генетико-физиологическим характеристикам мутаций, наличию антимутационных барьеров. Такое совпадение закономерно. Основные параметры спонтанного мутагенеза формировались на начальных этапах эволюции жизни под действием таких постоянных факторов, как ультрафиолетовое и иные виды излучения, температура, определенная химическая среда. В настоящее время давление мутационного процесса на генофонд человечества, по-видимому, усиливается благодаря росту индуцированных мутаций, причиной которых нередко служат факторы, возникающие в связи с производственной деятельностью человека в условиях научно-технической революции. Мутагены антропогенной природы, например ионизирующие излучения, повышают число заболеваний, к развитию которых ведут соматические мутации. Так, при систематическом облучении больных анкилозирующим спондилитом с терапевтическими

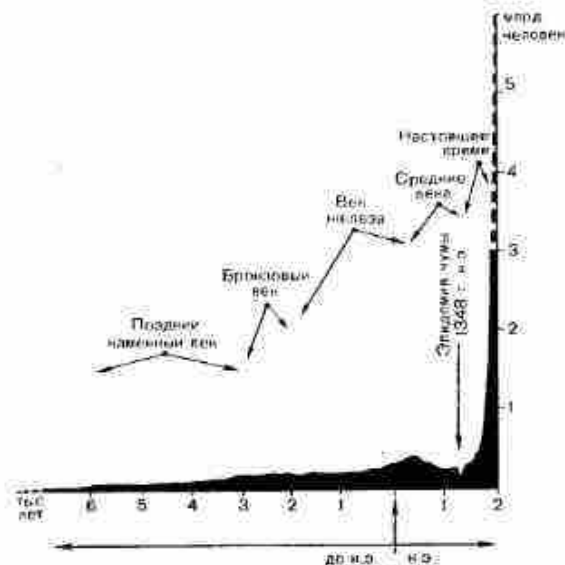


Рис. 115. Сокращение численности людей в средние века в связи с эпидемией чумы.

общую тенденцию увеличения народонаселения, эти данные говорят о неравномерном изменении во времени темпов его прироста. Моменты ускорения темпов прироста населения совпадают с важнейшими достижениями человечества — развитием земледелия (примерно 10 000 лет назад), началом индустриализации, эрой научно-технической революции. Важным следствием увеличения темпа прироста служит изменение плотности населения. Так, в эпоху охотников и собирателей она составляла менее 1 человека, в век бронзы и железа — 10 человек, в настоящее время — от 4 до 900—1200 человек на 3 км². Крайне неравномерное распределение людей на земном шаре наблюдалось на любом этапе развития человечества. Ускорение роста численности при ограниченности заселяемой территории способствует интенсификации миграций населения.

На фоне общей тенденции к увеличению численности населения отмечались отдельные снижения этого показателя. Причиной снижения, показанного на рис. 115, явилась эпидемия чумы, сопровождавшаяся большой смертностью и распространившаяся в средние века на значительные территории. Предполагают, что еще одно временное сокращение численности населения на территории Европы имело место в начале мезолита. Причина его состояла в уничтожении племенами, освоившими технику коллективной охоты, основного источника пищи — крупных травоядных животных. Заметные колебания численности на ограниченных территориях происходили также вследствие особо опасных инфекций и были закономерными явлениями в жизни целых народов еще в начале текущего столетия (рис. 116).

целями пропорционально дозе облучения росла вероятность заболевания лейкозом.

7.5.3. Популяционные волны

Численность населения планеты за обозримый исторический период в целом возросла. В эпоху неолита она составляла примерно 5 млн., в период появления городов — 20—40 млн., во времена Римской империи к началу новой эры — 200 млн., к 1600 г. — 500 млн., в 1800 г. — 1 млрд., в настоящее время — более 3 млрд. человек. Подтверждая

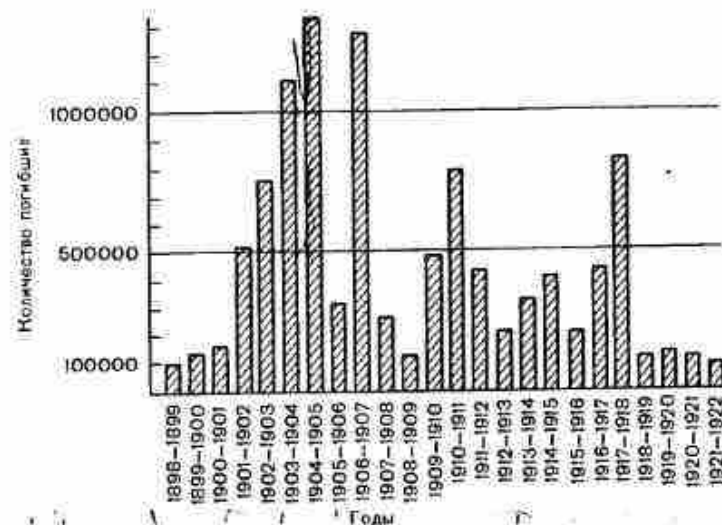


Рис. 116. Смертность от чумы в Индии по годам (1898—1922 гг.).

Периодические колебания численности населения на обширных или ограниченных территориях, изменяя плотность населения и вызывая миграции, влияли на состояние генофондов человеческих популяций.

7.5.4. Изоляция

Человеческое общество длительно развивалось как совокупность изолированных производственных коллективов, внутри которых в основном и совершались браки. Природа изоляционных барьеров между популяциями людей разнообразна. В ранней истории человечества важное место принадлежало, по-видимому, географической изоляции. Специфическими для человеческого общества являются формы изоляции, зависящие от разнообразия культур, экономических укладов, религиозных и морально-этических установок. Фактор изоляции оказывал влияние на генофонды популяций людей. Длительным проживанием в состоянии относительной культурной и географической изоляции объясняют, например, некоторые антропологические особенности представителей малых народностей: своеобразный рельеф ушной раковины бушменов, большую ширину нижнечелюстного диаметра коряков и ительменов, исключительное развитие бороды айнов. Среди горных таджиков, проживающих в одном районе, выделены группы с разным соотношением индивидуумов по антигенам эритроцитов системы АВ0. Указанные различия коррелируют со степенью изолированности от главных перевальных путей сообщения. Сохранению высокого уровня генетической изоляции двух популяций, существующих на одной территории, способствуют отлучия по физическим признакам или образу жизни. Однако такие барьеры со временем ослабевают, о чем свидетельствует судьба популяций белых и

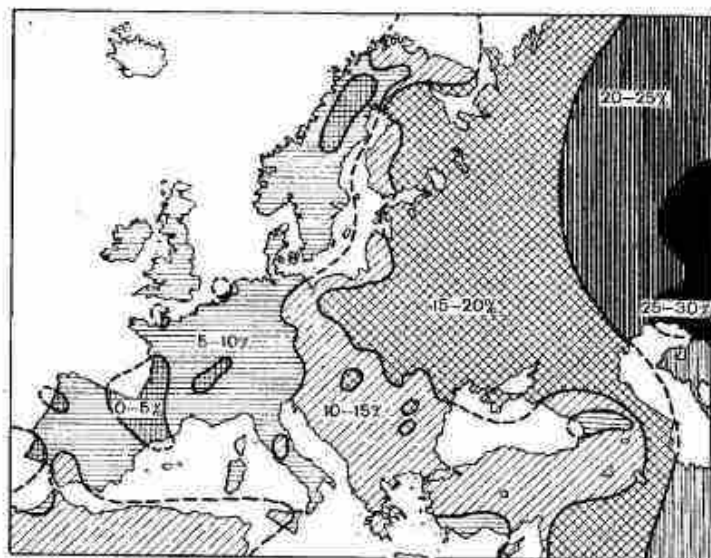


Рис. 117. Неравномерное распределение аллеля В системы групп крови АВ0 в Европе.

негров США и Бразилии — к настоящему времени доля генов от белых составляет у американских негров 25% и у бразильских — 40%. Между двумя генетически различающимися популяциями, разделенными географически, иногда вклиниваются другие популяции, через которые и происходит обмен генами. В таких случаях наблюдается градиент признака. Так, частота аллеля группы крови В в Европе постепенно повышается с запада на восток (рис. 117). У коренного населения Пиренейского полуострова этот ген практически отсутствует, тогда как в районе Астрахани его частота достигает 30%.

В настоящее время круг возможных браков неуклонно расширяется. Разрушение многовековых изоляционных барьеров — процесс, повидимому, необратимый.

7.5.5. Генетико-автоматические процессы

Предполагают, что человеческие сообщества в палеолите состояли из нескольких сотен индивидуумов. Всего 1—2 столетия тому назад люди жили преимущественно поселениями, состоящими из 25—35 домов. Вплоть до самого последнего времени количество индивидуумов в отдельных популяциях, непосредственно участвующих в размножении, редко превышало 400—3500 человек. Причины географического, экономического, расового, религиозного, культурного порядка ограничивали брачные связи масштабами определенного района, племени, поселения, секты. Высокая степень репродуктивной изоляции малочисленных человеческих популяций на протяжении многих поколений создавала благоприятные условия для дрейфа генов.

Генетико-автоматические процессы приводят к сглаживанию изменчивости внутри группы и появлению случайных различий между изолятами. Именно это выявили наблюдения за особенностями фенотипов малочисленных групп населения, например в условиях географической изоляции. Так, среди населения Памира резус-отрицательные индивидуумы встречаются в целом в 2—3 раза реже, чем в Европе. В большинстве кишлаков такие люди составляют 3—5% популяции, а в некоторых изолированных селениях их насчитывается до 15%. В крови человека имеются гаптоглобины, которые связывают свободный гемоглобин после разрушения эритроцитов, чем предотвращают его выведение из организма. Синтез гаптоглобина Нр 1—1 контролируется геном НР¹, частота которого у представителей двух соседних племен на севере Южной Америки составляет 0,205 и 0,895, отличаясь более чем в 4 раза. Примером действия дрейфа генов в человеческих популяциях служит «эффект родоначальника». Он возникает, когда несколько семей порывают с родительской популяцией и создают новую на другой территории, причем такая популяция обычно поддерживает высокий уровень брачной изоляции, способствующий случайному закреплению в ее генофонде одних аллелей и элиминации других. В результате частота даже очень редкого аллеля может стать значительной. Так, члены секты меннонитов (амийшей) в округе Ланкастер штата Пенсильвания, насчитывающей к середине текущего столетия примерно 8000 человек, почти все произошли от трех супружеских пар, иммигрировавших в Америку в 1770 г. В этом изоляте обнаружено 55 случаев особой формы карликовости с многопалостью, которая наследуется по аутосомно-рецессивному типу и не зарегистрирована среди меннонитов штатов Огайо и Индиана. В мировой медицинской литературе описано едва ли 50 таких случаев. В XVIII веке из Германии в США иммигрировало 27 семей, основавших в штате Пенсильвания секту дункеров. За 200-летний период существования в условиях сильной брачной изоляции генофонд популяции дункеров изменился в сравнении с генофондом населения Рейнской области Германии, причем степень различий во времени увеличивалась. У лиц в возрасте 55 лет и выше частоты аллелей системы групп крови MN ближе к цифрам, типичным для населения Рейнской области, чем у лиц в возрасте 28—55 лет (табл. 24). В возрастной группе 3—27 лет этот сдвиг достигает еще больших значений.

Таблица 24. Прогрессивное изменение концентрации аллелей системы групп крови MN в популяции дункеров

Возраст членов популяции, лет	Концентрация аллели	
	L ^M	L ^N
Более 55	0,55	0,45
28—55	0,66	0,34
3—27	0,735	0,265

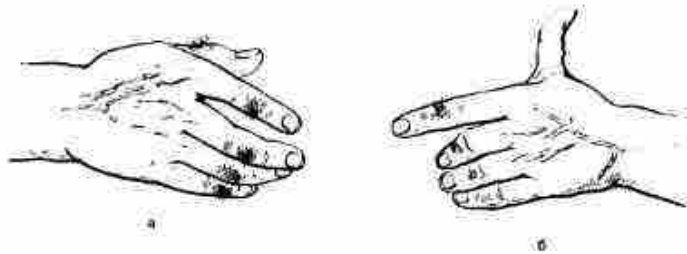


Рис. 118. Развитие нейтральных признаков в изоляте (секта дункеров штата Пенсильвания).

а — рост волос на средней фаланге пальцев кисти; б — способность отставлять большой палец руки

Рост среди дункеров лиц с группой крови М и снижение — с группой крови N нельзя объяснить действием отбора, так как направление изменений не совпадает с таковым для населения штата Пенсильвания. В пользу дрейфа генов говорит также то, что в генофонде американских дункеров увеличилась концентрация аллелей, контролирующих развитие нейтральных признаков, например оволосения средней фаланги пальцев, способности отставлять большой палец руки (рис. 118).

На протяжении большей части истории человечества дрейф генов оказывал влияние на формирование генофондов популяций людей. Так, многие особенности узколокальных типов в пределах арктической, байкальской, центральноазиатской, уральской групп населения Сибири служат, по-видимому, результатом генетико-автоматических процессов в условиях изоляции малочисленных коллективов. Эти процессы, однако, не имели решающего значения в дифференциации и длительной эволюции человека.

Последствия дрейфа генов, представляющие интерес для медицины, заключаются в неравномерном распределении некоторых наследственных заболеваний по группам населения земного шара. Так, изоляцией и дрейфом генов объясняется, по-видимому, относительно высокая частота цереброрамакулярной дегенерации в Квебеке и Ньюфаундленде, детского пестиноза во Франции, алкаптонурии в ЧССР, одного из типов порфирии среди белых колонистов в Южной Африке, адреногенитального синдрома у эскимосов. Эти же факторы могли быть причиной низкой частоты фенилкетонурии у финнов и евреев-ашкенази.

7.5.6. Естественный отбор

В процессе видообразования естественный отбор переводит случайную индивидуальную изменчивость в биологически полезную групповую — популяционную, видовую. Стабилизирующая его форма сохраняет «удачные» комбинации аллелей от предшествующих этапов эволюции. Отбор поддерживает также состояние генетического полиморфизма. Смена биологических факторов исторического развития социальными привела к тому, что в человеческих популяциях естественный отбор утратил функцию видообразования. За ним сохрани-

лись функции стабилизации генофондов и поддержания наследственного разнообразия.

В пользу действия стабилизирующей формы естественного отбора говорит, например, большая перинатальная смертность среди недоношенных и переносенных новорожденных. Направление отбора среди таких детей зависит, по-видимому, от снижения общей жизнеспособности. Отрицательный отбор по одному локусу можно проиллюстрировать на примере системы антигенов резус. Около 85% населения Европы имеет в эритроцитах антиген Rh и образует группу резус-положительных индивидуумов, остальная часть европейской популяции лишена этого антигена и является резус-отрицательной. Синтез антигена Rh контролируется доминантным аллелем (D) и происходит в организмах с генотипами DD и Dd. Резус-отрицательные люди являются рецессивными гомозиготами (dd). При беременности резус-отрицательной женщины (dd) резус-положительным плодом (мужчина DD или Dd, плод Dd) при нарушении целостности плаценты D⁺-эритроциты плода проникают в организм матери и иммунизируют его (рис. 119). При последующей беременности резус-положительным плодом (Dd) антирезус-антитела проникают через плаценту в организм плода и разрушают его эритроциты. Развивается гемолитическая болезнь новорожденного, ведущим симптомом которой служит тяжелая анемия. В настоящее время медицина располагает способами борьбы с этой формой патологии в виде быстрого переливания младенцу резус-отрицательной крови или введения антирезус-антител для предотвращения иммунизации матери. В отсутствие медицинской помощи новорожденный с гемолитической болезнью нередко погибал. Учитывая резус-отрицательный фенотип матери, резус-положительный плод генотипически является гетерозиготой (Dd). Это означает, что со смертью такого индивидуума из генофонда популяции, к которой он принадлежит, удаляется равное количество доминантных и рецессивных аллелей локуса «резус». Отбор в данном случае направлен против гетерозигот. При неравенстве исходных частот элиминируемых аллелей такой отбор приводит к постепенному

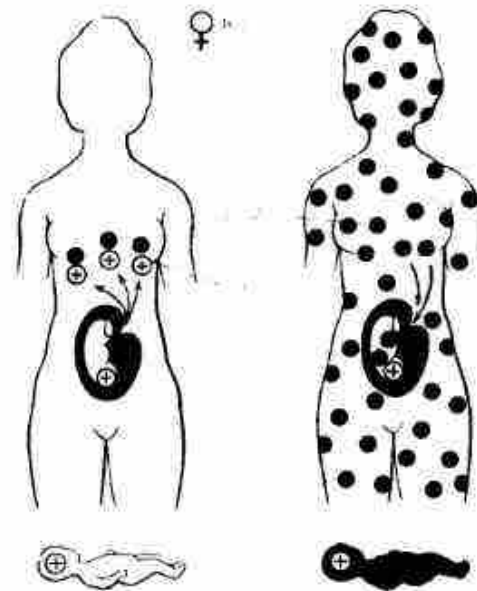


Рис. 119. Генетическая основа резус-конфликта.

а — 1-я беременность; б — 2-я беременность; 1 — резус-антигены; 2 — антитела к резус-антигену

снижению доли более редкого из них, который в европейской популяции представлен рецессивным аллелем (*d*). Подсчитано, что снижение его доли с 15 до 1% путем отбора против гетерозигот потребует 600 поколений или около 15 000 лет.

Под действием естественного отбора находятся аллели, контролирующие синтез антигенов системы групп крови АВ0. Об этом свидетельствует снижение против ожидаемого количества детей в АВ0 несовместимых браках женщин 0 группы с мужчинами А, В и АВ групп (табл. 25).

Таблица 25. Влияние АВ0 несовместимости на плодовитость и эмбриогенез

Показатель	АВ0 совместимые	АВ0 несовместимые
Число обследованных семей	812	617
Бесплодные браки, %	8,13	11,7
Аборты на 1 беременность, %	10,34	15,3
Бездетные браки, %	9,85	18,15
Среднее число детей на 1 мать	2,596	2,173

Особенность отбора по локусам группоспецифичных антигенов эритроцитов, таких как резус или АВ0 заключается в том, что он действует на уровне зиготы или ранних стадий эмбриогенеза. Замечено, что в браках, где мать и отец несовместимы по резус-фактору, число детей с гемолитической болезнью меньше ожидаемого. Так, среди белого населения США резус-отрицательные люди составляют примерно 16%. В такой популяции частота аллеля *d* равна 40%, а вероятность развития гемолитической болезни при случайном подборе брачных пар — 9%. На самом деле частота этой болезни составляет 1 : 150 — 1 : 200. Одной из причин этого служит одновременная несовместимость родителей по локусу АВ0. В этом случае *D*⁺-эритроциты плода, попадающие в организм матери, разрушаются и иммунизации не происходит.

Отрицательный отбор действует в большинстве популяций людей по аллелям аномальных гемоглобинов. Его особая жесткость обуславливается тем, что он направлен против гомозигот. Ребенок, умирающий, например, от серповидноклеточной анемии, является гомозиготным по аллелю *S*. Каждая такая смерть элиминирует из генофонда популяции аллели одного вида, что приводит к сравнительно быстрому снижению изменчивости по соответствующему локусу. Во многих популяциях людей частота аллелей аномальных гемоглобинов, в том числе и *S*, не превышает 1%.

Высокая частота аллелей таких аномальных гемоглобинов, как *S*, *C*, *D*, *E* в некоторых районах планеты иллюстрирует действие естественного отбора по поддержанию в человеческих популяциях состояния балансируемого генетического полиморфизма. Отрицательный отбор в отношении аллеля *S* перекрывается мощным положительным отбором гетерозигот *HbA/HbS* благодаря высокой жизнеспособности последних в очагах тропической малярии (рис. 120). Исследования в Уганде показали, что количество возбудителей маля-

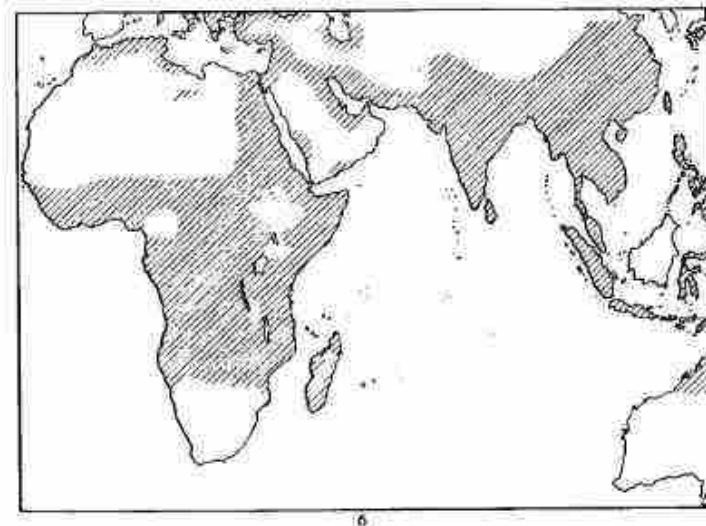
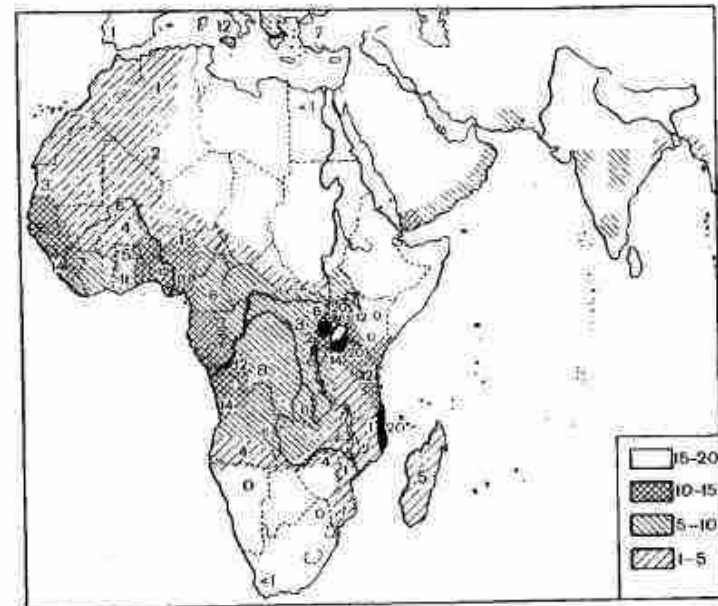


Рис. 120. Совпадение районов распространения в Старом Свете:

а — аллели серповидноклеточности, б — тропической малярии; цифры обозначают концентрации аллеля (в процентах).

рии в 1 мл крови зависит от генотипа ребенка и составляет до 10 000 у HbS/HbS , до 160 000 у HbA/HbS и до 800 000 у HbA/HbA . В Северной Греции обследовали 48 семей, в которых наблюдались и серповидноклеточность, и малярия. Среди братьев и сестер больных серповидноклеточной анемией болело малярией 16 из 25 с генотипами HbA/HbA и 1 из 23 с генотипами HbA/HbS . Таким образом нормальные люди болели в 13 раз чаще, чем индивидуумы с аномальными гемоглобинами. Устранение фактора контротбора приводит к снижению частоты аллеля серповидноклеточности. Этой причиной, действующей на протяжении уже нескольких столетий, наряду с метисацией, объясняют относительно низкую частоту гетерозигот HbA/HbS среди североамериканских негров (8—9%) в сравнении с африканскими (около 20%).

В приведенных примерах действию отрицательного отбора, снижающего в генофондах некоторых популяций людей концентрацию определенных аллелей, противостоят контротборы, которые поддерживают частоту этих аллелей на достаточно высоком уровне. Результатом наложения многочисленных и разнонаправленных векторов отбора служит формирование и поддержание генофондов популяций в состоянии, обеспечивающем возникновение в каждом поколении генотипов достаточной приспособленности с учетом местных условий. Благодаря социально-экономическим преобразованиям, успехам лечебной и особенно профилактической медицины влияние отбора на генетический состав популяций людей снижается.

7.5.7. Генетическое разнообразие и генетический груз в популяциях людей

Человечеству свойствен высокий уровень наследственного разнообразия, что проявляется в многообразии фенотипов. Люди отличаются друг от друга цветом кожных покровов, глаз, волос, формой носа и ушной раковины, рисунком эпидермальных гребней на подушечках пальцев и другими сложными признаками. Выявлены многочисленные варианты отдельных белков, различающихся по одному или нескольким аминокислотным остаткам, а следовательно, и функционально. Белки — это простые признаки и прямо отражают генетическую конституцию организма. У людей не совпадают группы крови по системам эритроцитарных антигенов резус, АВ0 и другим. Известно более 130 вариантов гемоглобина, более 70 вариантов фермента глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г-6-ФДГ), который участвует в бескислородном расщеплении глюкозы в эритроцитах. В целом не менее 30% генов, контролирующих у человека синтез ферментных и других белков, имеет несколько аллельных форм. Частота встречаемости разных аллелей одного гена варьирует. Так, из многих вариантов гемоглобина лишь 4 обнаруживаются в некоторых популяциях в высокой концентрации — HbS (тропическая Африка, Средиземноморье), HbC (Западная Африка), HbD (Индия), HbE (Юго-восточная Азия). Концентрация других аллелей гемоглобина повсеместно не превышает, видимо, 0,01—0,0001%. Вариативность распространенности аллелей в популя-

циях людей зависит от действия элементарных эволюционных факторов, при этом важная роль принадлежит мутационному процессу, естественному отбору, генетико-автоматическим процессам, миграциям.

Мутационный процесс создает новые аллели и действует в человеческих популяциях ненаправленно, случайным образом, поэтому мутации не приводят к выраженному преобладанию концентрации одних аллелей над другими. В достаточно большой популяции, в которой каждая пара родителей из поколения в поколение дает двух потомков, вероятность сохранения новой нейтральной мутации через 15 поколений составляет всего 1/9. Все многообразие вариантов белков, отражающее разнообразие аллелей в генофонде человечества, можно разделить на две группы. К одной из них относятся редкие варианты, встречающиеся повсеместно с частотой менее 1%. Появление их объясняется исключительно мутационным процессом. Вторую группу составляют варианты, обнаруживаемые относительно часто в избранных популяциях. Так, в примере с гемоглобинами к первой группе относятся все варианты, кроме HbS , HbC , HbD и HbE . Длительные различия в концентрации отдельных аллелей между популяциями, сохранение в достаточно высокой концентрации нескольких аллелей в одной популяции зависят от действия естественного отбора или дрейфа генов.

К межпопуляционным различиям в концентрации определенных аллелей приводит стабилизирующая форма естественного отбора. Неслучайное распределение по планете аллелей эритроцитарных антигенов АВ0 может быть обусловлено различной выживаемостью лиц, отличающихся по группе крови, в условиях частых эпидемий особо опасных инфекций. Области сравнительно низких частот аллеля I^0 и относительно высоких частот аллеля I^A в Азии примерно совпадают с очагами чумы, возбудитель которой имеет Н-подобный антиген. Это делает людей с группой крови 0 особенно восприимчивыми к чуме, так как они, имея Н-антиген, не способны вырабатывать специфические антитела в достаточном количестве. Указанному объяснению соответствует факт, что относительно высокие концентрации аллеля I^0 обнаруживаются в популяциях аборигенов Австралии и Полинезии, индейцев Америки, которые практически не поражались чумой. Вместе с тем для популяций из одного географического района, но изолированных в репродуктивном отношении, причиной различий в концентрации аллелей АВ0 мог быть дрейф генов. Так, частота группы крови А достигает у индейцев племени черноногих 80%, а у индейцев из штата Юта 2%.

В основе стойкого сохранения в популяции людей одновременно нескольких аллелей одного гена лежит, как правило, отбор в пользу гетерозигот, который ведет к состоянию балансируемого полиморфизма. Классическим примером такой ситуации служит распространение аллелей гемоглобинов S, Си Е в очагах тропической малярии.

Выше приведены примеры полиморфизма по конкретным локусам, который объясняется действием известного фактора отбора. В есте-

ственных условиях в силу воздействия на фенотипы организмов спектра факторов отбор осуществляется по многим направлениям, в результате чего формируются генофонды, сбалансированные по набору и частотам аллелей, обеспечивающие в данных условиях обитания достаточную выживаемость популяций. Это справедливо и для популяций людей. Так, люди с группой крови 0 более восприимчивы к чуме, чем люди с группой крови В. Туберкулез легких у них лечится с большим трудом, чем у лиц с группой крови А. Вместе с тем при одинаковой вероятности заболевания при контакте с возбудителем сифилиса лечение людей с группой крови 0 быстрее вызывает переход болезни в неактивную стадию. Для лиц с группой крови 0 вероятность заболеть раком желудка, раком шейки матки, ревматизмом, ишемической болезнью сердца, холециститом, желчнокаменной болезнью примерно на 20% ниже, чем для лиц с группой крови А. Генетический полиморфизм по многим локусам мог быть унаследован людьми от предков на досапиентной стадии развития. Полиморфизм по таким системам групп крови, как АВ0 и резус, обнаружен у человекообразных обезьян.

Факторы отбора, действие которых создавало современную картину распределения аллелей в популяциях людей, для подавляющего большинства локусов точно не установлены, однако примеры, рассмотренные выше, указывают на их экологическую природу. Учитывая слабую техническую оснащенность, плохие экономические и гигиенические условия жизни основной массы населения планеты на протяжении значительной части истории человечества, большую роль в этом отношении играли, по-видимому, возбудители особо опасных инфекций, паразитарных заболеваний, туберкулеза. В описанных условиях наследственный полиморфизм способствовал расселению людей, обуславливая удовлетворительную жизнеспособность в разных экологических ситуациях. Определенный вклад в наблюдаемое распределение аллелей внесли массовые миграции населения и сопутствующая им метисация. В период до великих географических открытий и начала колониальной экспансии смешение больших контингентов людей разной расовой принадлежности имело место в Восточной Африке, Индии, Средней Азии, Западной Сибири, Индокитае, а впоследствии в Южной и Центральной Америке.

Генетический полиморфизм служит основой межпопуляционной и внутривидовой изменчивости людей, которая проявляется в неравномерном распределении по планете некоторых заболеваний, тяжести их течения в разных человеческих популяциях, разной степени предрасположенности людей к определенным болезням, индивидуальных особенностях течения патологических процессов, различиях в реакции на лечебное воздействие. Наследственное разнообразие долгое время было препятствием для успешного переливания крови. В настоящее время оно создает большие трудности в решении проблемы пересадок тканей и органов.

Также как в популяциях других организмов наследственное разнообразие снижает реальную приспособленность популяций людей. Бремя генетического груза человечества можно оценить, введя понятие летальных эквивалентов. Считают, что число их у от-

дельных людей колеблется от 3 до 8. Это означает, что то значительное количество неблагоприятных аллелей, которое есть в гено типе каждого человека, оказывает суммарное вредное действие, эквивалентное действию 3—8 рецессивных аллелей, приводящих в гомозиготном состоянии к смерти индивидуума до наступления репродуктивного возраста. Благодаря наличию неблагоприятных аллелей и их сочетаний примерно половина зигот, образующихся в каждом поколении людей, в биологическом плане несостоятельна, т. е. не участвует в передаче генов следующему поколению. Около 15% зачатых организмов гибнет до рождения, 3% — при рождении, 2% — непосредственно после рождения. 3% людей умирает, не достигнув половой зрелости, 20% лиц не вступает в брак и 10% браков бездетны. Исторические перспективы человека в силу его социальной сущности не связаны с генетической информацией, накопленной видом *Homo sapiens* в ходе эволюции. Тем не менее человечество продолжает «оплачивать» эти перспективы, теряя в каждом поколении часть своих членов в силу их генетической несостоятельности.

7.6. МИКРО- И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Действие элементарных эволюционных факторов приводит к дивергенции популяций организмов вплоть до образования новых видов. Особи из разных популяций способны скрещиваться друг с другом и таким образом обмениваться наследственным материалом, поэтому до момента видообразования периодически происходит нивелировка межпопуляционных различий. Рождение нового вида означает полную репродуктивную изоляцию двух групп организмов. Это устраняет возможность сглаживания различий между ними. Представители разных видов отличаются конкретными адаптациями, которые были приобретены ими на предшествующих этапах эволюции. Историко-географическая судьба и экологическая ситуация тех территорий, которые они заселяют, имеют свои особенности, поэтому развитие совокупностей организмов видового ранга в условиях межвидовой конкуренции обычно не совпадает как по направлению, так и по темпам дальнейших изменений. На любом этапе своего существования органический мир представляет сложную иерархическую систему групп (таксонов) организмов, находящихся в состоянии репродуктивной изоляции, но связанных друг с другом той или иной степенью родства. Это объясняется наличием в едином процессе исторического развития природы двух сторон, различающихся по результатам. Одна из них — видообразование или микроэволюция, вторая — формирование системы таксонов надвидового ранга или макроэволюция.

В силу растянутости процесса во времени закономерности макроэволюции нельзя изучать путем прямых наблюдений или экспериментально. Вскрыть их помогают данные палеонтологии, сравнительной эмбриологии и сравнительной морфологии, а в настоящее время также данные молекулярной биологии и генетики. Степень

филогенетического родства в этом случае определяют по доле общих генов или различиям в первичной структуре белков.

Единого мнения о природе факторов макроэволюции нет. Согласно одной из гипотез существуют общие факторы микро- и макроэволюционных изменений организмов и их групп. Несовпадение результатов названных двух сторон процесса исторического развития объясняется тем, что во втором случае эти факторы действуют в условиях сложных межвидовых отношений в отсутствие нивелировки возникающих различий. Это приводит к изменению силы и направления давления элементарных эволюционных факторов в разных группах, что замедляет или ускоряет эволюционные преобразования, делает возможным резкие отклонения направления развития одних групп по сравнению с другими. В итоге органический мир образуют таксоны нескольких уровней, каждый из которых представляет группу родственных видов, родов, семейств и т. д. Степень отличий представителей разных таксонов в целом соответствует времени дивергенции. Чем выше ранг сравниваемых таксонов, тем раньше в филогенезе началось их дивергентное развитие. Отдельные таксоны различаются и по разнообразию входящих в них групп более низкого ранга.

Благодаря действию элементарных эволюционных факторов на внутривидовом уровне формируются разнообразные адаптации. В процессе исторического развития, растягивающегося на миллионы лет, выясняется универсальное значение некоторых из них. Такие адаптации обеспечивают достаточную выживаемость в широком спектре условий обитания и служат основой широкой дивергенции видов. Они подхватываются и усиливаются естественным отбором, в чем и заключается его творческая функция. Эволюция соответствующей группы организмов ускоряется. В недрах этой группы образуется много видов, которые, продолжая развитие, порождают целые «пучки» новых видов. Отдельные адаптации и их сочетания становятся существенным признаком определенного типа морфофизиологической организации, характерной чертой всех представителей крупного таксона.

Особенность иерархической системы таксонов надвидового ранга, которая складывалась в процессе макроэволюции, заключается в наличии групп живых существ, отличающихся по сложности структурно-функциональной организации, уровню активности по отношению к среде. При этом более сложно устроенные и активные формы появляются в эволюции позже менее сложных. Вместе с тем на планете сосуществуют организмы, неизмеримо далекие по уровню и плану строения, например микроорганизмы, простейшие, беспозвоночные, млекопитающие, человек. Некоторые из просто организованных существ имеют то же повсеместное распространение, что и ряд высокоорганизованных форм. Хотя поддержание жизни во времени возможно по достижении сравнительно низких уровней структурно-физиологической организации, процесс исторического развития в целом имеет направленный, прогрессивный характер, что обеспечивается ходом макроэволюции. К настоящему времени установлено много фактов, освещающих разные стороны макроэволюционных преобразований живой природы, сделаны важные эмпирические обобщения. Они

отражают закономерности эволюции групп организмов на надвидовом уровне, органов и систем органов, вопросы соотношения филогенеза, неограниченного, биологического и морфофизиологического прогресса в историческом развитии, антропогенеза.

7.7. ЭВОЛЮЦИЯ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

7.7.1. Формы эволюции групп

Выделяют несколько форм эволюции групп живых существ. Одной из них является филитическая эволюция, затрагивающая представителей одного таксона, который во времени изменяется в определенном направлении как единое целое. Примером может служить линия развития семейства лошадиных, в процессе которого наблюдается постепенная смена древесностебных форм травоядными и сокращение числа пальцев до одного (рис. 121). На микроэволюционном уровне этой форме макроэволюции соответствует филитическое видообразование. Еще одна форма эволюции представлена дивергентной эволюцией, которая заключается в образовании в процессе исторического развития нескольких новых групп от одной предковой. Она создает разнообразие таксонов низшего ранга в более крупных таксонах, например подклассов и отрядов в классе, семейств в отряде. На микроэволюционном уровне ей соответствует дивергентное видообразование. Рассмотренные формы эволюции отражают ход исторического развития отдельных групп организмов. Формами соотносительного развития нескольких таксонов являются параллелизм и конвергентная эволюция. В первом случае два таксона, дивергировавшие от общего предка и, следовательно, имеющие общую генетическую основу, в дальнейшем претерпевают филитическую эволюцию в сходном направлении. В олигоцене, например, саблезубость возникла у махайродонтов (*Machairodontus*) и лжесаблезубых настоящих кошек (*Dinictus*). Этап параллельного развития в эволюции групп может смениться этапом конвергенции, которая представляет собой филитическую эволюцию неродственных таксонов в сходном направлении. Конвергенция наблюдается, когда представители разных групп встречаются со сходными экологическими задачами. Так, конвергентное развитие формы тела происходило у первичноводных (акуловые) и вторичноводных (китообразные) животных. Генофонды конвергентно эволюционирующих неродственных групп различны, поэтому конвергентное сходство обычно распространяется лишь на некоторые признаки. Так, акуловые и китообразные, сходные по форме тела, имеют резкие различия в строении кровеносной системы, мускулатуры, покровов. Основные формы эволюции групп представлены схемами на рис. 122.

7.7.2. Типы эволюции групп

В зависимости от масштаба адаптаций, на основе которых происходит очередной этап эволюции, выделяют два ее типа — аллогенез и арогенез.

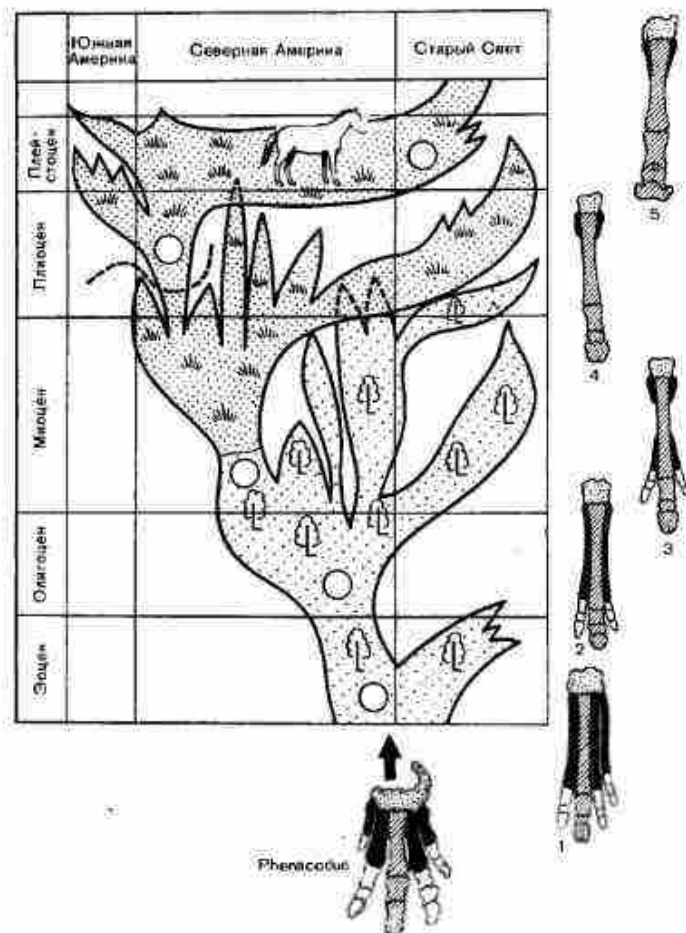


Рис. 121. Схема филогенетической эволюции в семействе Лошадных.
1 — Eohippus; 2 — Miohippus; 3 — Parahippus; 4 — Pliohippus; 5 — Equus.

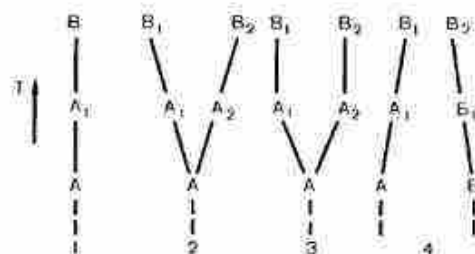


Рис. 122. Формы эволюции групп.
1 — филиальная; 2 — дивергентная; 3 — параллельная; 4 — конвергентная. А, В — исходные группы, А₁, А₂, В₁, В₂ — промежуточные стадии эволюции, В₃, В₄, В₅ — состояние групп в данный момент; Т — время.

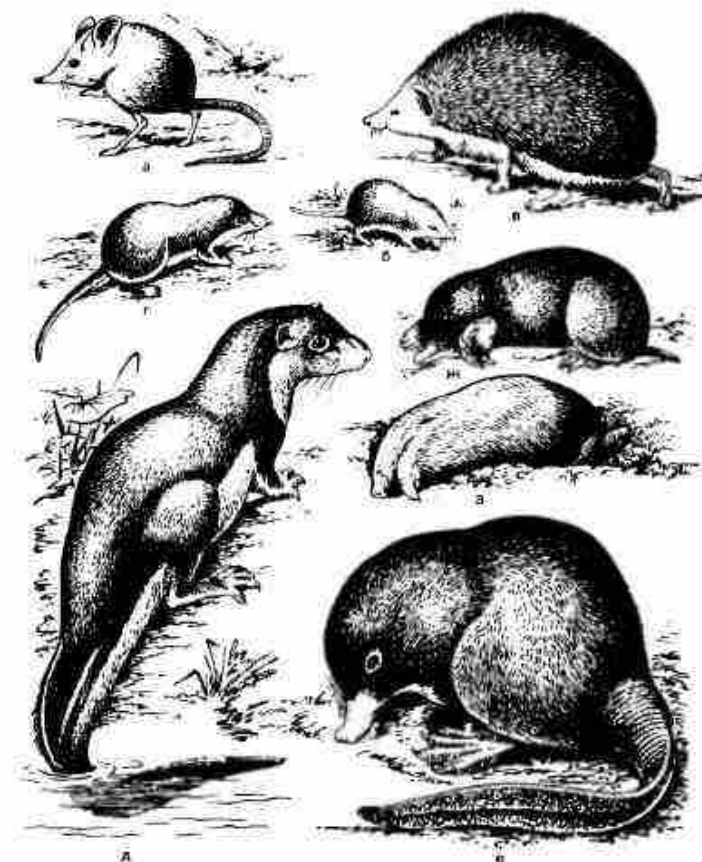


Рис. 123. Аллогенез в отряде насекомоядных млекопитающих.

Названные формы: а — прыгунчик; б — землеройка; в — еж; земноводные формы: г — лутрия; д — андрейка землеройка; е — выхухоль; подземнороящие формы: ж — крот; з — златокрот.

Под аллогенезом понимают развитие с сохранением у всех представителей таксона высокого ранга главных черт структурно-физиологической организации. На этом фоне отдельные группы организмов внутри таксона развиваются путем приобретения сопоставимых по масштабу адаптаций. В результате эволюция осуществляется в пределах одной адаптивной зоны — совокупности экологических ниш, различающихся в деталях, но сходных по степени давления среды на организмы определенного морфофизиологического типа. Примером аллогенеза служит разнообразие экологических форм в отряде насекомоядных млекопитающих животных (рис. 123). Если аллогенез происходит путем приобретения приспособлений к узколокальным условиям существования, то говорят о развитии по типу специализации. Примером крайних форм специализации

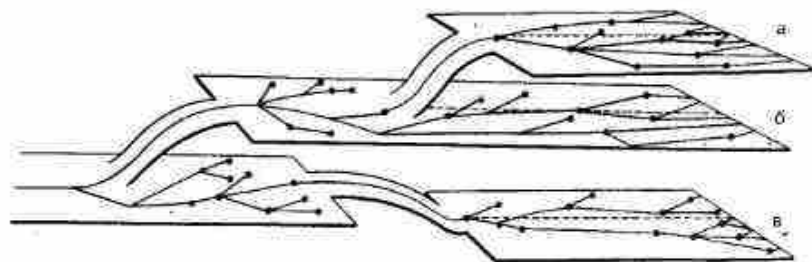


Рис. 124. Типы эволюции групп.
а — арогенез; б — аллогенез; в — морфофизиологический регресс.

служит удивительное соответствие строения цветка некоторых видов растений определенному виду опылителей.

Под арогенезом понимают развитие с появлением у представителей некоторых групп внутри крупного таксона таких черт строения или физиологии, которые делают возможным их выход в другую адаптивную зону. Так, своим возникновением и направлением дальнейшего исторического развития класс птиц обязан появлению крыла, четырехкамерного сердца, совершенствованию отделов головного мозга, участвующих в координации двигательной активности, теплокровности. Арогенезами более крупного масштаба являются возникновение эукариотического типа клеточной организации, многоклеточности.

Выход группы живых существ в новую адаптивную зону в результате арогенеза сопровождается ее развитием по типу аллогенеза и специализации с освоением всех подходящих экологических ниш. Так, среди птиц выделяют лесных, водоплавающих, горных, равнинных.

Тип эволюции, при котором переход в новую адаптивную зону сопровождается упрощением строения и физиологии организмов, называется морфофизиологическим регрессом. Последний свойствен многим паразитам, которые составляют, по видимому, не менее 4—5% всех современных видов животных. Основные типы эволюции групп представлены на рис. 124.

Адаптации, составляющие основу разных типов эволюции групп, в равной мере заключаются в изменении структурных или функциональных параметров органов, систем органов, механизмов реагирования на действие факторов среды обитания. Приспособительные изменения органов и систем организма, обуславливающие развитие по типу аллогенеза, называют идиоадаптациями (алломорфозами), по типу арогенеза — ароморфозами, по типу регресса — морфофизиологической дегенерацией. В процессе исторического развития крупного таксона наблюдается смена типов развития. Группа живых существ, выпавшая на данном этапе вследствие ароморфозов в новую адаптивную зону, на следующем этапе характеризуется обычно в целом

развитием по типу аллогенеза, а в некоторых своих ветвях — по типу специализации или морфофизиологического регресса. К определенному моменту внутри такой группы может сложиться совокупность организмов, накапливающих новые ароморфозы, что создает предпосылки к смене типа эволюции на арогенез. Специализация и регресс соответствуют тупиковым ветвям эволюции, поэтому группы, развивающиеся таким образом, при смене условий обитания вымирают.

Сменой типов эволюции, различиями в стабильности адаптаций и условий обитания объясняется значительная пестрота современного органического мира по уровням структурно-физиологической организации и разнообразию специализаций. Так, сосуществуют высшие и низшие позвоночные, например млекопитающие и амфибии. Вместе с представителями процветающей группы костистых рыб в фауне планеты сохраняется кистеперая рыба латимерия, отличающаяся строением, типичным для группы, вымершей почти целиком 200—300 млн. лет назад.

7.7.3. Правила эволюции групп

Эмпирическим путем установлен ряд правил эволюции групп. Правило необратимости эволюции [Л. Долло, 1893] утверждает, что в процессе исторического развития невозможен возврат какой-либо группы организмов в состояние, уже пройденное ею ранее. Генетическую основу его составляет бесконечно малая статистическая вероятность возникновения двух идентичных генофондов или даже генотипов. Благодаря наличию обратных мутаций в филогенезе, однако, возможно повторное возникновение отдельных простых признаков.

Согласно правилу прогрессивной специализации [Ш. Денере, 1876] группа, начавшая эволюционировать по этому типу, в дальнейшем идет только по пути углубления специализации. Генетическую основу этого правила составляет ограниченность генофонда соответствующей группы организмов и его формирование в филогенезе под действием определенных факторов конкретной адаптивной зоны или экологической ниши. Большое значение имеют также экологические связи, которые накладывают свои ограничения. Так, в целом эволюция позвоночных животных шла по пути увеличения размеров тела. Однако освоение грызунами подземного образа жизни сопровождалось уменьшением размеров тела. Аналогичным образом изменялся указанный признак в ряду предков хищника ласки (*Mustela nivalis*), питающегося мышевидными грызунами.

Правило происхождения от неспециализированных предков [Э. Коп, 1904] утверждает, что новые группы организмов происходят от менее специализированных представителей предковой формы. Основой его служит большее разнообразие способов борьбы за существование в малоспециализированных группах. Отсутствие глубоких специализаций облегчает появление разнообразных адаптаций, включая и принципиально новые.

7.8. ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС

В зависимости от применяемых критериев и подходов выделяют несколько форм эволюционного прогресса.

7.8.1. Неограниченный прогресс

В условиях нашей планеты развитие жизни как особой формы движения материи в целом шло по пути неограниченного прогресса. Он заключается в развитии живых существ от простейших форм через ряд усложнений морфофизиологической организации особей, структуры популяций и сообществ более высокого ранга, изменений отношений между средой и организмами вплоть до возникновения новой, высшей формы движения материи — социальной.

Процессу неограниченного прогресса свойствен многоступенчатый характер. Существенными его этапами служат образование эукариотической клетки, многоклеточных организмов, позвоночных животных, млекопитающих, приматов и, наконец, человека. С достижением очередного этапа приобретались новые эволюционные и экологические перспективы, которые обеспечивали выходы жизни в адаптивные зоны с более разнообразными, усложненными условиями. На любом этапе эволюция группы организмов — носителей новых свойств шла по многим направлениям. Это нашло отражение в общей картине современного органического мира, которая представлена древом жизни. Выход в социальную форму движения материи произошел только в одной из ветвей развития жизни, остальные оказались тупиковыми. Причина этого заключается в различии масштаба адаптаций, вызывающих разные направления развития. Расширение экологических и сохранение эволюционных перспектив наблюдались, если группа приобретала и накапливала адаптации общего значения.

7.8.2. Биологический прогресс

Современный органический мир представлен многообразием групп. Несмотря на значительные различия в морфофизиологическом отношении, организмы из разных групп сосуществуют. Следовательно, им всем сопутствует успех в борьбе за существование. В каждый отдельно взятый период процесса исторического развития представители одних групп отличаются особенно широким распространением, а представители других групп относительно малочисленны, но им свойственна тенденция к экспансии. Третья категория групп находится в стадии вымирания. Для сравнения состояния отдельных групп организмов в конкретный исторический период, для оценки степени их успеха в борьбе за существование используется критерий биологического прогресса, показателями которого служат: 1) увеличение численности представителей соответствующей группы; 2) расширение ареала; 3) увеличение числа дочерних групп в составе более крупного таксона — видов в роде, родов в семействе. Среди выделенных выше групп отнесенные к первой категории

удовлетворяют перечисленным критериям и находятся в состоянии биологического прогресса, группы второй категории — на пути к нему, третьей — миновали период расцвета. Так, среди наземных позвоночных амфибии возникли в девонском периоде и господствовали на суше в течение последующих 75 млн. лет. В каменноугольном периоде появляются рептилии, занимавшие, однако, в то время среди наземных животных достаточно скромное место. В триасе положение меняется — амфибии уступают сушу рептилиям, при этом крупные амфибии к концу триасового периода вымирают. На протяжении юрского и отчасти мелового периода доминируют динозавры, деля наземный мир с примитивными млекопитающими. Волна вымирания динозавров завершилась примерно 65 млн. лет тому назад, вслед за чем произошла адаптивная радиация млекопитающих, которые господствуют на суше последние 50 млн. лет.

Критерии биологического прогресса трудно использовать для сравнительной оценки состояния представителей далеких ветвей развития жизни, например простейших и млекопитающих. Поэтому обычно их применяют при сравнении относительно близкородственных групп, представители которых сходны в главных чертах морфофизиологической организации (классы в пределах типа, отряды в пределах класса и т. д.). Биологический прогресс эквивалентен состоянию биологического процветания группы, зависящего от успеха в борьбе за существование безотносительно к характеристикам адаптаций, которые этот успех создают. Это могут быть приспособления как общего (ароморфозы), так и частного (идиоадаптации) значения. В группе паразитов процветание нередко сопровождается морфофизиологической дегенерацией. Таким образом, состояние биологического прогресса достигается группой на любом из уровней структурной и физиологической организации особей.

7.8.3. Морфофизиологический прогресс

Наиболее крупные ветви развития жизни, например царства, представлены в современном мире ограниченным числом типов, существенно различающихся по морфофизиологической организации особей (членистоногие и хордовые). В процессе исторического развития в типах последовательно возникают классы, которые, сохраняя свойственные типу принципиальные черты строения, отличаются прогрессивным усложнением морфологии и функций. В типе Хордовых подтипе Позвоночных, например, такой ряд образован классами Рыб, Амфибий, Рептилий, Птиц и Млекопитающих. Возникновение и прогрессивное совершенствование в эволюции крупного таксона плана морфофизиологической организации соответствует понятию морфофизиологического прогресса. Это состояние достигается благодаря изменениям строения и физиологии, которые ведут «... к повышению интенсивности, разнообразия и сложности функций органов, т. е. к подъему общей энергии жизнедеятельности организма...»¹

¹ А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса (Морфофизиологическая теория эволюции). Изд. МГУ, 1967, с. 68.

Предложено несколько критериев морфофизиологического прогресса. Так, он сопровождается нарастанием дифференциации и функциональной специализации частей организма на фоне более эффективной их интеграции в единое целое (К. Бэр). Важным показателем служит возрастание независимости организмов от окружающей среды, все большее избавление их от прямой власти условий обитания. О степени независимости живых форм, различающихся по уровню морфофункциональной организации, по отношению к среде обитания можно судить по масштабам неизбежного истребления гамет, зародышей и молоди. Так, от максимально возможного количества потомков в каждом поколении до репродуктивного возраста доживает: у амфибий менее 1%, у рептилий — 2—3%, у птиц — 10%, у млекопитающих — 30—50%. У лососевых на каждые 100 000 икринок развивается 40 взрослых рыб, а у воюлы — 15. Уходу от непосредственной власти условий обитания способствуют изменения, стабилизирующие внутреннюю среду организма, совершенствование механизмов гомеостаза. Достижение высших уровней независимости от внешней среды сопряжено с приобретением живыми формами более сложного строения. Такое усложнение требует увеличенных энергетических затрат на поддержание в организмах с прогрессивными чертами строения более низких значений энтропии. Источником свободной энергии для живых существ служит среда обитания, поэтому в процессе морфофизиологического прогресса возрастает сила действия (в известном смысле разрушающего) организмов на окружающий мир.

Состояние морфофизиологического прогресса возникает всегда на основе комплекса ароморфозов, который складывается на протяжении длительных отрезков процесса исторического развития. Отдельные его компоненты возникают в недрах предковой группы и объединяются у переходной формы. Так, признаки, характеризующие в комплексе млекопитающих — живорождение, теплокровность, развитие головного мозга, совершенная терморегуляция, определенное строение зубной системы, черепа, лицевых мышц, наличие диафрагмы — имеются порознь у представителей разных групп их эволюционных предшественников — рептилий. Эти признаки возникали в разное время и в различных ветвях развития рептилий, но объединились хотя бы в некоторой своей части у терапсид.

Приобретение черт прогрессивной структурно-функциональной организации способствует биологическому прогрессу. Одновременно группа сохраняет возможность дальнейшей эволюции, пределы которой ограничены. Так, насекомых отличает повсеместное распространение и чрезвычайное многообразие видов, число которых превышает количество видов всех остальных животных на Земле. Вместе с тем это тупиковая ветвь развития жизни. Линия неограниченного прогресса прошла через млекопитающих.

Причины утери группами эволюционных перспектив во многом не ясны. Это могут быть ограничения, накладываемые типом структурно-функциональной организации в целом или выраженная специализация, что препятствует освоению более сложной адаптивной зоны. Так, некоторое приближение к социальному образу жизни встречается,

например, у насекомых и дельфинов. Предполагают, что общественные насекомые не перешли рубеж между биологической и социальной формой движения материи из-за выраженного преобладания у них инстинктов над индивидуальным научением. Мозг дельфинов по ряду показателей превосходит мозг человека. Однако дельфины — это млекопитающие, глубоко специализированные по многим признакам к жизни в относительно однородной, стабильной водной среде.

Основу морфофизиологического прогресса составляют адаптации общего значения — ароморфозы. Так как масштаб последних варьирует, понятие морфофизиологического прогресса используется также при сравнении особенностей строения и функций представителей разных отрядов в пределах класса, семейства в пределах отряда.

Выдающийся вклад в развитие представлений о биологическом и морфофизиологическом прогрессе внес А. Н. Северцов.

7.9. ЭВОЛЮЦИЯ И ОНТОГЕНЕЗ

Особенности морфологии и физиологии современных организмов представляют собой результат исторического развития (филогенеза) соответствующего таксона. Они отражают те преобразования, которые происходили с предковыми формами на протяжении многих поколений. Между тем у особей каждого поколения черты структурно-функциональной организации воспроизводятся в процессе индивидуального развития (онтогенеза). Процесс исторического развития вида представлен чередой сменяющихся друг друга поколений особей. В биологическом смысле особь и ее онтогенез понятия тождественные (см. 2.2), поэтому можно сказать, что историческое развитие является рядом последовательно сменяющихся онтогенезов.

В связи с этим между историческим и индивидуальным развитием существует тесная связь, познание сущности которой имеет большое значение для понимания механизмов эволюционного процесса.

7.9.1. Закон зародышевого сходства

В начале прошлого века биологи обратили внимание на то, что в индивидуальном развитии некоторые органы проходят стадии, на которых они сходны с органами взрослых низших представителей того же крупного таксона. Так, в эмбриогенезе человека последовательно закладывается предпочка, первичная и, наконец, вторичная почка, которая функционирует во взрослом состоянии.

На основании сравнительно-эмбриологических исследований К. Бэр сформулировал закон зародышевого сходства, согласно которому черты, общие для большой группы родственных животных, появляются у зародышей раньше частных признаков. По К. Бэру, в зародышевом развитии животных наиболее рано формируются признаки, отражающие принадлежность к определенному классу, затем — отряду, семейству, роду и, наконец, виду. Он обратил внимание на то, что на ранних стадиях индивидуального развития зародыши разных животных проявляют большое сходство между собой.

Суждения о том, что организм в эмбриогенезе повторяет в той или иной форме историю развития вида, высказывались до появления дарвиновской теории эволюции. Однако лишь на основе положений этой теории связь между филогенезом и онтогенезом получила правильное естественнонаучное объяснение. Оно состоит в том, что зародышевое сходство, наблюдаемое в большой группе родственных организмов, например позвоночных животных, отражает факт их генетического родства. На это обратил внимание сам Ч. Дарвин, который считал, что зародыша можно рассматривать в какой-то мере как «свидетеля» тех состояний, через которые в процессе исторического развития прошел вид. В трудах Ч. Дарвина отсутствует указание на природу механизма, при помощи которого историческое развитие находит свое отражение в развитии индивидуальном.

Проблема связи между филогенезом и онтогенезом получила дальнейшее развитие в трудах Ф. Мюллера, Э. Геккеля, А. Н. Северцова.

7.9.2. Биогенетический закон

Изучая филогенез ракообразных, Ф. Мюллер обратил внимание на сходство некоторых современных личиночных форм с формами их вымерших предков. На основании этих наблюдений он сделал заключение о том, что ныне живущие ракообразные в эмбриогенезе как бы повторяют путь, пройденный в историческом развитии их предками. Преобразования индивидуального развития в эволюции, по мнению Ф. Мюллера, происходят путем добавления новых стадий к онтогенезу родителей. Повторение в онтогенезе потомков признаков нескольких предков объясняется накоплением таких надставок.

Э. Геккель сформулировал основной биогенетический закон, в соответствии с которым онтогенез представляет собой краткое и быстрое повторение филогенеза.

В качестве доказательств справедливости биогенетического закона используют примеры *рекапитуляции*. Они заключаются в повторении структуры органов взрослых предков на определенных стадиях индивидуального развития потомков. Так, в эмбриогенезе птиц и млекопитающих закладываются жаберные щели и соответствующие им скелетные образования и кровеносные сосуды. Многие признаки личинок бесхвостых амфибий соответствуют признакам взрослых хвостатых амфибий. В эмбриогенезе человека эпидермис кожи сначала представлен однослойным цилиндрическим, затем многослойным неороговевающим, многослойным слабо ороговевающим и, наконец, типичным ороговевающим эпителием. Соответствующие типы эпителия встречаются у взрослых хордовых — ланцетника, костистых рыб, хвостатых амфибий.

Согласно Э. Геккелю, новые признаки, имеющие эволюционное значение, возникают во взрослом состоянии. По мере усложнения организации взрослых форм зародышевое развитие удлиняется за счет включения дополнительных стадий.

Признаки предковых форм, повторяющиеся в онтогенезе потомков, Э. Геккелем названы *палингенезами*. Нарушение биогенетиче-

ского закона зависит от тех изменений, не имеющих эволюционного значения, которые возникают в ходе индивидуального развития под действием внешних условий. Они могут заключаться в сдвигании процессов зародышевого развития во времени (*гетерохронии*) и в пространстве (*гетеротопии*). Нарушения, обусловленные приспособлениями зародышей к условиям развития, Э. Геккель назвал *ценогенезами*. Примером гетерохронии служит более ранняя закладка нервной системы и запаздывание в формировании половой системы у высших позвоночных и человека по сравнению с низшими, гетеротопий — закладка легких, представляющих собой видоизменение задней пары жаберных мешков, расположенных по бокам кишечника, на его брюшной стороне, ценогенезов — амнион, хорион, аллантоис зародышей наземных позвоночных.

Основываясь на биогенетическом законе, Э. Геккель предложил гипотезу филогенеза многоклеточных организмов (см. 7. 11. 2). Стадии морен, бластен, гастрей исторического развития рекапитулируют, по его мнению, в онтогенезе многоклеточных животных как стадии морулы, бластулы, гастролы.

7.9.3. Теория филэмбриогенезов

Решающее значение для раскрытия связи между онтогенезом и филогенезом имеют труды А. Н. Северцова. Согласно А. Н. Северцову, источником филогенетических преобразований служат изменения, возникающие на ранних этапах онтогенеза, а не у взрослых форм. Если они приводят к развитию признаков, имеющих полезное значение во взрослом состоянии и наследуются, они передаются из поколения в поколение и закрепляются. Такие признаки включаются в филогенез соответствующей группы организмов. Эмбриональные изменения, отражающиеся в дальнейшем на строении взрослых форм и имеющие эволюционное значение, называются *филэмбриогенезами*, которые бывают трех типов.

Эмбриогенез может изменяться путем включения дополнительной стадии к уже имевшимся стадиям без искажения последних (*анаболия*), или же ход эмбриогенеза нарушается в средней его части (*девиация*). Отклонение от обычного хода развития в начале эмбриогенеза называется *архалаксием*.

Как видно, биогенетическому закону удовлетворяют изменения онтогенеза по типу анаболий. В этом случае зародышевое развитие



А. Н. Северцов (1866—1936)

представляет, по-существу, ряд последовательных рекапитуляций. В случае девиации рекапитуляции наблюдаются, но в ограниченном объеме, а при архаллаксии они отсутствуют.

Согласно теории филэмбриогенезов изменения на ранних стадиях индивидуального развития составляют основу филогенетических преобразований органов. Таким образом, онтогенез не только отражает ход эволюции организмов определенного вида, но, претерпевая изменения, оказывает влияние на процесс исторического развития той или иной группы животных. Из сказанного следует, что в известном смысле филогенез можно рассматривать как причину онтогенеза (Э. Геккель). Вместе с тем коль скоро эволюционно значимые изменения строения органов во взрослом состоянии происходят путем изменения эмбриогенеза этих органов, филогенез представляет собой функцию онтогенеза (А. Н. Северцов).

7.10. ЭВОЛЮЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ

7.10.1. Эволюция поведения

Классическая эволюционная теория использовала в качестве критериев исторического родства главным образом морфологические признаки. Современная этология доказала, что не менее надежными в установлении филогенетического родства являются особенности поведения.

Поведение складывается из более или менее сложных реакций организмов на стимулы, поступающие из внешней среды. Поведенческие реакции бывают врожденными или приобретаются путем научения.

Способность к научению варьирует у представителей разных групп организмов и внутри вида. Хотя наследственные основы указанного признака далеко не ясны, сам факт его генетической детерминации сомнений не вызывает. Это означает, что способность к научению подвержена действию естественного отбора, а эволюция такой формы поведения не могла происходить согласно обычным механизмам.

Показана наследуемость и некоторых врожденных форм поведения, включая альтруизм и ритуальное поведение животных, оспаривающих какой-либо важный жизненный фактор — местообитание, партнер для спаривания. В последнем случае нередко имеющееся в распоряжении соперников оружие не используется максимально эффективно. Спор ведется «по правилам», которые направлены на сокращение возможности серьезных повреждений. Совершая альтруистический акт, особь как бы отказывается от собственных интересов. В связи с этим можно ожидать, что эволюция таких поведенческих реакций должна идти необычными путями. Действительно, теория утверждает, что в основе эволюции лежит первичное изменение частот аллелей. При этом частота определенного аллеля растет только в том случае, если он повышает общую приспособленность его носителей. Напомним, что общая или дарвиновская приспособленность пропорциональна произве-

дению жизнеспособности на репродуктивный потенциал особи и оценивается числом оставляемых потомков.

Рассмотрим пример с родительским альтруизмом. Известно, что родители нередко рискуют жизнью, защищая потомство. Закономерен вопрос, мог ли естественный отбор в процессе эволюции видов с альтруистическим поведением сохранить и размножить аллели, повышающие вероятность смерти и, таким образом, объективно снижающие вероятность их передачи дочернему поколению. Представим систему из двух особей, одна из которых (донор) благодаря наличию в генотипе аллеля *A* способна к альтруистическому действию в отношении второй особи (реципиента). У организмов, имеющих аллель *a*, альтруистические наклонности снижены. Осуществление донором акта альтруизма снижает его приспособленность на величину *C*, но повышает приспособленность реципиента на величину *B*. Возможна ли ситуация, когда альтруизм повышал бы суммарную приспособленность популяции? Модельные расчеты показали, что направление изменений частоты аллелей альтруизма (в данном случае *A*) в ряду поколений зависит от коэффициента родства между донором и реципиентом. Если его значение превышает величину C/B , то альтруистические действия приводят к подъему в генофонде популяции аллеля *A*. При таких условиях этологический признак, вредный для отдельной особи, подвергается положительному отбору и закрепляется в генофонде. Эти расчеты указывают, что эволюция столь важных форм поведения как сотрудничество и индивидуальный альтруизм могла происходить на основе внутривидовых разграничений на группы, закономерно отличающиеся степенью генетического родства.

Сделанное заключение подтверждается наблюдениями за пчелами, для общественной организации которых характерны сотрудничество, разделение на касты, индивидуальный (односторонний) альтруизм одной касты в отношении другой. Пчел, как и других перепончатокрылых, отличает первичная диплоидность самок и гаплоидность самцов, поэтому самка имеет больше общих генов с сестрами, чем с собственными дочерьми (рис. 125). В самом деле самка (1) получает два набора генов, один из которых — отцовский — у самок (1 и 2) одного поколения идентичен. Отсюда коэффициент родства между сестрами составляет $3/4$. Отцовские наборы генов самки (1) и ее дочери (4) различны, что снижает коэффициент родства между ними до $1/2$. У всех полностью общественных насекомых, к которым принадлежит и пчела, наблюдается период, когда мать продолжает откладывать оплодотворенные яйца, тогда как ее первая дочь (2) уже достигла половой зрелости. Последняя, как правило, не осуществляет размножение, а остается в семье и выполняет альтруистические действия в отношении сестер (уход, кормление, защита), т. е. становится рабочей пчелой.

Казалось бы рассматриваемой гипотезе противоречит тот факт, что для самки перепончатокрылых коэффициент родства с сыном (4) равен $1/2$, а с братом (3) — $1/4$. Анализ ситуации в семьях пчел показал, что у них неоплодотворенные самки (2), осуществляющие уход за сестрами, в то же время откладывают яйца, развивающиеся партеногенетически в самцов (5). Это объясняет тот факт, что наряду с сестрами (1) они

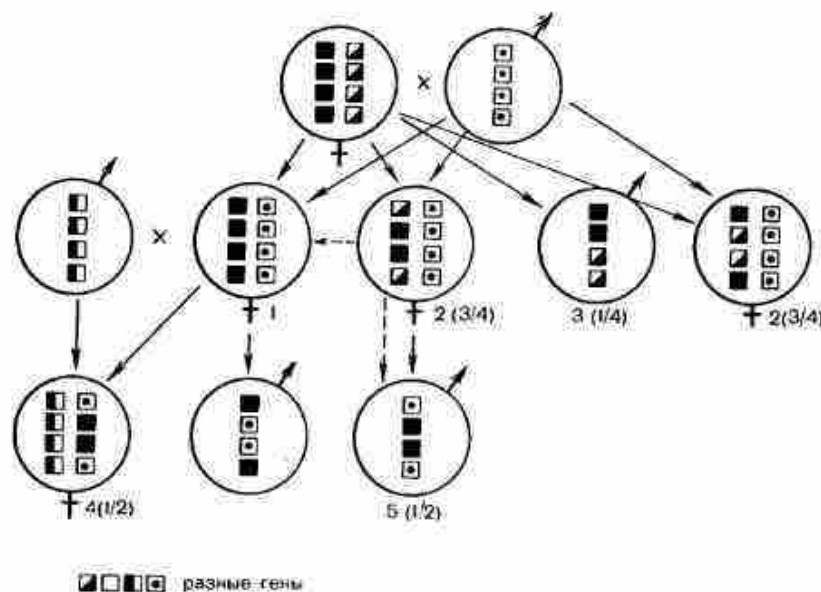


Рис. 125. Степень генетического родства самки-матери с сестрами, дочерьми, сыновьями.

Сплошные стрелки — поток генов, пунктирные — направления притока альтруизма. Обозначения в тексте.

заботятся о сыновьях (5) больше, чем о братьях (3). Именно такая стратегия, а не участие в репродукции гарантирует дочери максимальные возможности сохранить в ряду поколений генотипы, близкие по составу аллелей ее собственному. Такое поведение способствует закреплению и аллелей альтруизма.

Известны проявления альтруизма между особями, не состоящими в близком генетическом родстве, которые объясняются включением поведенческих реакций, формирующихся на основе личного опыта. Так, зафиксированы обращения самца павиана, пытающегося отбить самку в период течки у другого самца, к третьему самцу. Нередко требуемая помощь предоставляется, но в случае успеха самка неизменно достается первому, а не третьему самцу. Наблюдения показали, что самцы, которые часто отвечают на призыв помочь, сами получают помощь особенно часто. Правилom служит также обращение к тем особям, которые сами ранее получали поддержку. Таким образом, в отличие от индивидуального альтруизма пчел здесь имеет место взаимный альтруизм. Рассмотренные примеры показывают, что эволюция различных форм поведения происходит, по-видимому, согласно универсальным эволюционным механизмам путем естественного отбора и закрепления в генофондах видов поведенческих реакций, повышающих приспособленность популяций.

7.10.2. Значение этологических признаков в эволюции групп животных

Среди эволюционистов растет убеждение, что нередко именно отклонения в поведении, приводящие к смене местообитания, источника пищи или образа жизни, включают новые направления отбора и стимулируют формирование необычных адаптаций. Пример с пчелами подсказывает, что положительный отбор по альтруизму мог быть одним из факторов перехода к общественному укладу жизни. В пчелином улье неоплодотворенные самки в силу особенностей генофонда популяции взяли на себя уход, кормление развивающегося потомства, защиту гнезда. Это привело к выделению касты рабочих пчел с четко очерченными и генетически закрепленными функциями. В результате оказалось возможным глубокое разделение труда, связанное с размножением, выделение каст маток и трутней.

Существует гипотеза, согласно которой развитию орудийной деятельности древнейших гоминид способствовало освоение такой пищи, как костный мозг, содержащийся в трубчатых костях животных, убитых хищниками. Так, большая часть костей, найденных в пещере Макапансгатс (Африка), которая служила местом обитания австралопитеков, представлена фрагментами трубчатых костей крупных млекопитающих со следами намеренных расколов.

7.11. СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

По признаку клеточного строения мир живых существ представлен и м п е р и я м и неклеточных (вирусы, фаги) и клеточных организмов. Характер филогенетических отношений между ними не ясен. В соответствии с двумя типами клеточной организации выделяют п о д и м п е р и и прокариотических и эукариотических организмов, имея в виду также то, что эукариоты произошли от прокариот. Эукариоты подразделяются на группы одноклеточных (простейших) и многоклеточных организмов. В процессе эволюции вторые произошли от первых. В зависимости от общих особенностей образа жизни и, в частности, способа добывания энергии многоклеточные объединены в три ц а р с т в а: растений — Metaphyta, грибов — Fungi и животных — Metazoa (рис. 126). Растения являются автотрофами и используют энергию Солнца, грибы питаются органическими веществами, но по многим другим признакам напоминают растения. Животные представляют собой гетеротрофы, и их образ жизни существенно отличается от такового растений и грибов. Вопросы эволюционных предшественников и путей происхождения названных царств живой природы остаются предметом дискуссий.

Наиболее полно изучены история и филогенетические связи в царстве животных. Знакомство с этой ветвью развития жизни помогает увидеть некоторые общие закономерности филогенеза — наличие ряда форм и типов эволюции групп, необратимость и прогрессивный характер процесса исторического развития в целом. Предполагают,

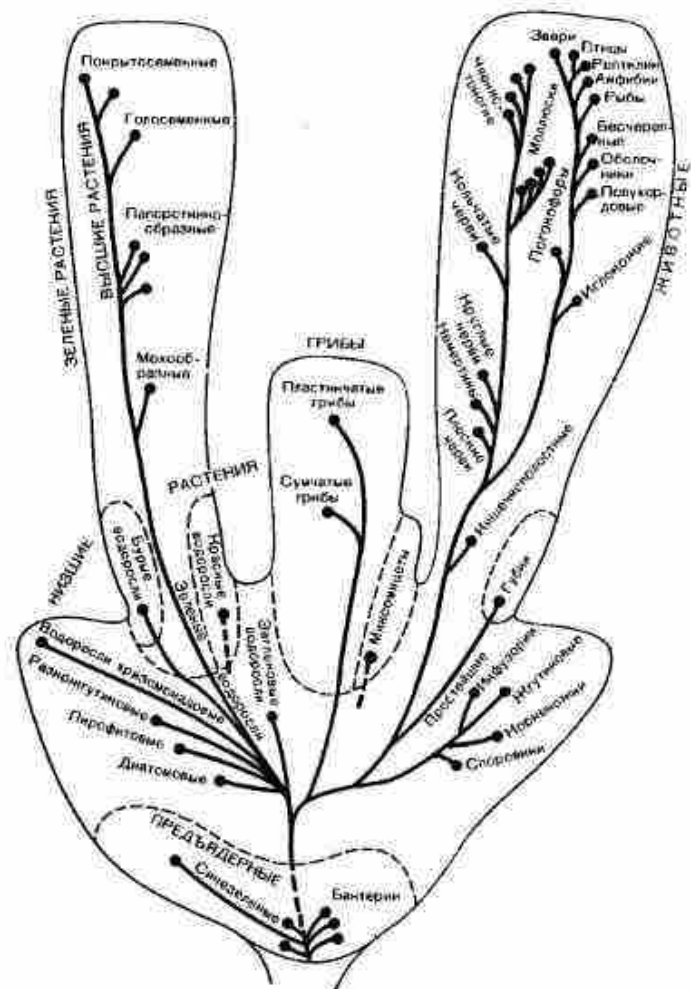


Рис. 126. Филогенетические отношения основных групп растений, грибов, животных и прокариот (пунктиром обозначены предполагаемые положения групп).

что среди простейших имелось по крайней мере две разные предковые формы многоклеточных животных. Потомки одной из них представлены в современной фауне губками, а все другие животные произошли, по-видимому, от иного предка. Наиболее крупные систематические группы, на которые подразделяется царство животных, называются типами. За период существования рассматриваемого царства их было не менее 35. Имеется несколько классификаций типов современных животных. Согласно одной из них в настоящее время на Земле обитает 26 типов. В зависимости от существенных особенностей строения эти типы можно объединить в группы (рис. 127). Сравнительный анализ

	1	2	3
Подцарство	Промитотическая группа	Вторично-ротые	
Раздел	Низшие, без вторичной полости тела	Вторично-полостные (целомические) животные	Появление вторичной полости тела как органа общего значения
Подраздел	Двухслойные или осевые животные	Трехслойные или двусторонне-асимметричные животные	Наличие трех зародышевых листков. Имеются органы и системы органов. Двусторонняя симметрия тела как основа активизации движений
	Паразиты	Оуматазия	Наличие зародышевых листков и стойких клеточных специализаций. Образуются ткани. Появляется нервная система. Достигается высокий уровень интеграции организма
	Простейшие многоклеточные		Клеточные механизмы построения многоклеточного организма. Возможность увеличивать размеры и повышать стабильность организма. Функциональная специализация клеток. Увеличение числа потомков при размножении гаметами. Увеличение продолжительности жизни
	Одноклеточные предковые формы		

Рис. 127. Схема главных тупиковых и прогрессивных направлений эволюции групп в царстве животных.

1 — ранг группы многоклеточных животных; 2 — название группы; 3 — особенности организации, соответствующие прогрессивному направлению эволюции.

последних дает представление об узловых пунктах процесса исторического развития, в которых происходило разделение тупиковых и прогрессивных направлений филогенеза. В рисунке приведены ароморфозы общего значения, способствовавшие неограниченному прогрессу жизни. Представители отдельных типов современных животных изображены на рис. 128 (см. на цвет. вкл.).

Ключевыми событиями в истории развития жизни, которые определили картину современного органического мира, считают возникновение ее самой на планете, переход к эукариотическому типу клеточной организации, появление многоклеточности, возникновение человека.

7.11.1. Происхождение жизни

Есть две основные гипотезы, по-разному объясняющие появление жизни на Земле. Согласно разным вариантам гипотезы панспермии жизнь была занесена из Космоса в виде спор микроорганизмов или же разумные пришельцы из других миров «засяли» планету живыми существами намеренно. Вторая гипотеза утверждает, что жизнь возникла на Земле. В середине прошлого столетия Л. Пастер окончательно доказал невозможность

самозарождения жизни в настоящих условиях. В 20-х годах текущего столетия советский биохимик А. И. Опарин и английский биохимик Дж. Холдейн предположили, что в условиях, имевших место на планете миллиарды лет назад, образование живого вещества было возможно. Эти условия включали отсутствие других живых существ и наличие источников энергии, атмосферы восстановительного типа, воды и приемлемого температурного режима. Основными этапами на пути к возникновению жизни, по-видимому, были: 1) образование атмосферы из газов, которые могут служить «сырьем» для синтеза органических веществ — метана, окиси и двуокиси углерода, аммиака, сероводорода, паров воды; 2) абиогенный синтез биологических мономеров — аминокислот, сахаров, азотистых оснований; 3) полимеризация мономеров в биологические полимеры — полипептиды и полинуклеотиды; 4) образование предбиологических сложных систем — протобионтов, наделенных некоторыми свойствами живых форм; 5) возникновение элементарной структурной, функциональной и генетической единицы жизни — клетки.

Возможность абиогенного синтеза биологических мономеров при отсутствии живых организмов в условиях, напоминающих существовавшие на Земле более 3,5 млрд. лет назад, доказана экспериментально. Если электрические разряды пропускать через смеси газов, имитирующих примитивную атмосферу планеты, то в качестве продуктов реакций получают аминокислоты аланин, глицин, глутаминовую и аспарагиновую, а также мочевина, молочная, янтарная, уксусная кислоты. В абиогенных синтезах на заре развития планеты использовалась энергия УФ-излучения, довольно значительная в то время из-за отсутствия озонового экрана, а также энергия электрических разрядов, радиоактивного распада химических элементов, ударных волн, порождаемых материалами и молниями, космических лучей, вулканов. Биологические мономеры — предшественники биополимеров — накапливались в водах первичного океана, образуя первичный бульон.

В водной среде термодинамические условия благоприятствуют реакции диполимеризации биополимеров, что делает маловероятным образование их непосредственно в первичном бульоне. Предполагают, что реакции полимеризации мономеров в полипептиды и полинуклеотиды происходили в атмосфере или на склонах вулканических конусов, покрытых остывающей лавой при отсутствии воды. Возможность этого доказана в опытах С. Фокса, который выдерживал сухую смесь аминокислот при 130°C в сосудах, приготовленных из кусков лавы, и получил в результате полипептиды. Биополимеры, образующиеся абиогенно в безводной среде, возможно смывались ливнями в первичный бульон, что предотвращало их распад под действием жесткого УФ-излучения.

По достижении определенной концентрации органических веществ в первичном бульоне спонтанно могли возникнуть коацерваты или микросферы — коллоидные капли, обогащенные несколькими или одним полимером, взвешенные в водной среде, имеющие уплотненный наружный слой, имитирующий мембрану. При опреде-

ленных условиях коацерваты проявляют некоторые свойства живых систем — они способны до известной степени избирательно поглощать химические соединения из окружающей среды и использовать их в различных химических реакциях. Часть продуктов этих реакций попадает обратно в среду. Накапливая вещества, коацерваты растут и по достижении определенных размеров распадаются с сохранением некоторых черт исходной химической организации. Стабильность коацерватов, различающихся по химическому составу и ассортименту каталитических реакций, различна. Это создает условия для химического отбора систем, отличающихся благодаря особенностям метаболизма и «обмена» со средой большей стабильностью. Дискретные, открытые фазовообособленные системы типа коацерватных капель, возникавшие, по-видимому, в первичном бульоне, которые были наделены некоторыми чертами живого и способны к предбиологическому химическому отбору, получили название протобионтов или протоклеток.

Протобионты — это еще не жизнь в полном смысле слова. В них отсутствует механизм, который обеспечивал бы в дочерних каплях точное воспроизведение набора катализаторов и, следовательно, метаболизма, гарантирующего выживание. Переход от протобионтов к клеткам состоял в сопряжении функций биополимеров, являющихся высокоспецифичными катализаторами химических реакций (белки) и способных хранить и передавать в ряду поколений полезную для выживания информацию (нуклеиновые кислоты). В процессе становления клеточной организации возникли также механизм матричного синтеза, обеспечивающий точное копирование биологической информации, и высокоэффективные системы энергообеспечения жизнедеятельности, основанные на использовании АТФ. С этого момента химический отбор уступил место биологическому и дальнейшее развитие жизни пошло согласно законам биологической эволюции.

7.11.2. Происхождение многоклеточных животных

Существуют различные гипотезы происхождения многоклеточных организмов, однако общепринятым является мнение о том, что предками современных многоклеточных животных были колониальные формы гетеротрофных простейших. В обобщенном виде переход к многоклеточности мог иметь следующие этапы (рис. 129). Родоначальником, по-видимому, служила ведущая свободный образ жизни, шаровидная колония воротничковых жгутиконосцев типа *Sphaeroscea* с периферическим расположением особей (рис. 129, а). Каждая из них имела жгутик, окруженный у основания «воротничком» — выростом цитоплазмы, образующим карман, в который загонялись пищевые частицы, т. е. первичным способом питания был фагоцитоз. Функцию движения обеспечивал жгутиковый аппарат. Эволюция описанной формы шла в направлении специализации клеток на половые и соматические с выделением среди последних фагоцитов и киноцитов. Первые обеспечивали

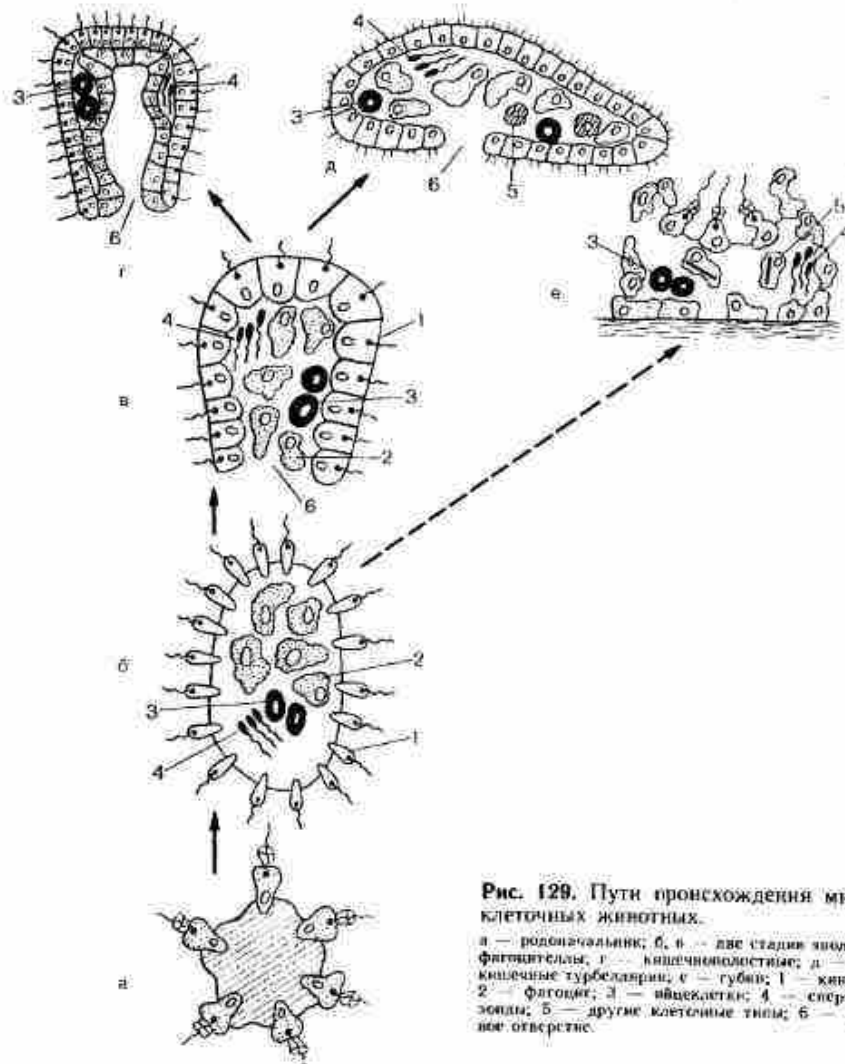


Рис. 129. Пути происхождения многоклеточных животных.

а — планула; б, в — две стадии эволюции фагоцителлы; г — кишечнополостные; д — бескишечные турбеллярии; е — губки; 1 — киноцит; 2 — фагоцит; 3 — индеклетка; 4 — сперматозоид; 5 — другие клеточные типы; 6 — ротовое отверстие.

пищеварительную, вторые — двигательную функцию. На ранних стадиях функции питания и движения, видимо, совмещались в одной клетке, выступавшей попеременно то в одной, то в другой роли. Стойкому разделению функций соматических клеток способствовало смещение фагоцитов внутрь колонии, тогда как киноциты сохранили периферическое положение.

Образование вследствие этого фагоцитобласта и кинобласта соответствует важному этапу перехода к многоклеточности — возникновению двухслойной предковой формы, которую И. И. Мечников назвал фагоцителлой или паренхимеллой (рис. 129, б). Согласно рассматриваемой гипотезе, первич-

ным способом образования двухслойного организма была иммиграция. Вначале выселение клеток из наружного слоя внутрь происходило, по-видимому, равномерно, но затем локализовалось на одном из полюсов. Поляризация организма способствовала образованию на заднем полюсе первичного ротового отверстия. Благодаря упорядоченному биению ресничек здесь создавалось «мертвое пространство», что обеспечивало скопление пищевых частиц и лучшие условия для их поглощения (рис. 129, в).

На следующем этапе дивергентная эволюция предка типа фагоцителлы дала несколько вариантов многоклеточных, которые напоминали по типу строения современных низших животных — кишечнополостных, некоторых плоских червей и, возможно, губок.

Развитие в направлении кишечнополостных включало образование стойкого ротового отверстия, полную эпителизацию (превращение в пласт) фагоцитобласта и возникновение первичного пищеварительного органа в виде энтодермы (рис. 129, г). Клетки энтодермы переднего полюса такого организма приобрели повышенную чувствительность, и здесь могли образоваться ловчие щупальца. Организм в целом характеризовался осеволучевым типом симметрии тела.

Развитие в направлении современных бескишечных турбеллярий (класс Ресничные черви, тип Плоские черви) происходило без эпителизации фагоцитобласта в энтодерму, хотя ротовое отверстие и возникло (рис. 129, д). Смещение у таких животных ротового отверстия на брюшную сторону, будучи связано, по-видимому, с освоением ползающего образа жизни, обусловило переход к двусторонней симметрии тела. Эта ветвь развития жизни на рассматриваемом этапе филогенеза соответствовала направлению неограниченного прогресса.

Ученые, которые допускают общую предковую форму для кишечнополостных, червей и губок, указывают, что линия развития последних должна была выделиться на стадии паренхимеллы до образования ротового отверстия (рис. 129, е). Особенность эволюции в этом направлении заключается в изменении локомоторной функции кинобласта на гидродинамическую, что сопровождалось погружением киноцитов внутрь тела.

Представления, изложенные выше, отражают современное состояние гипотезы происхождения многоклеточных через стадию фагоцителлы. Впервые эта гипотеза была сформулирована И. И. Мечниковым (1877—1880). Он исходил из того, что: 1) в эволюции жизни внутриклеточное пищеварение предшествует полостному; 2) эволюционно более ранним способом образования энтодермы служила не инвагинация наружного слоя, а иммиграция клеток; 3) древнейшее многоклеточное существо имело шаровидную форму и было однослойным.

Альтернативная гипотеза была сформулирована Э. Геккелем в 70-е годы прошлого века. Он сделал следующие предположения: 1) древнейшее многоклеточное (морья) представляло собой шаровидную колонию плотно упакованных клеток с амебной активно-

стью; 2) на следующем этапе оно путем накопления жидкости или студнеобразного вещества эволюционировало в пузырькообразный организм (блaстeю); 3) первичным способом образования двухслойного существа (гaстрeй) была инвагинация; 4) первичным в эволюции многоклеточных животных было полостное пищеварение. Данные современной сравнительной зоологии, зоологии беспозвоночных, сравнительной эмбриологии свидетельствуют в пользу гипотезы И. И. Мечникова.

7.12. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛОГЕНЕЗА СИСТЕМ ОРГАНОВ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Строение и функции органов человека представляют результат длительных эволюционных изменений структур предшествующих, более примитивных форм. Задача данного раздела — проследить основные направления и способы преобразования систем органов человека в процессе исторического развития. Для решения этой задачи используется исторический метод, значение которого в биологии и медицине исключительно велико. Эволюционно-исторические исследования раскрывают последовательные этапы процесса становления систем органов человека, обусловившие их строение и функции. Знание филогенеза систем органов позволяет врачу понять причины происхождения аномалий развития, рудиментов и атавизмов, найти оптимальные пути реконструкции органов, оценить возможности восстановления исходной функции реконструированного органа, а также дает доказательства животного происхождения человека.

Прежде чем перейти к разбору конкретного материала по филогенезу систем органов человека, необходимо ознакомиться с общими закономерностями преобразований формы и функции в процессе эволюции и методами их изучения.

7.12.1. Эволюционная морфология и ее задачи

Закономерности филогенетических преобразований изучает область науки, получившая название эволюционной морфологии. Она возникла в конце XIX века на базе трех самостоятельных наук: сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Сравнительная анатомия изучает строение сходных органов взрослых форм животных, относящихся к различным систематическим группам. Сравнительная эмбриология сопоставляет зародышевое развитие организмов, поскольку сходство эмбрионов нередко проявляется более отчетливо, чем взрослых форм. Палеонтология изучает останки вымерших форм и последовательную смену форм животного мира на Земле. Ее материалы позволяют сравнивать не только строение предковых форм, но и в известной мере условия их существования на основании данных о сопутствующих организмах и характере осадочных пород.

Перед эволюционной морфологией стоят три главные задачи: установление фактов повторения предковых форм, т. е. преемственно-

сти строения или развития, позволяющего выявить родственные связи между организмами; установление способов и направлений филогенетических преобразований в процессе эволюции; выявление связи между характером изменений и условиями существования. В настоящее время эти задачи во многом решены. Установлена филогенетическая преемственность структуры и функций между смежными группами и родственные связи между основными группами животного мира. Сформулированы принципы филогенетических преобразований формы и функции, обусловивших смену форм в процессе исторического развития и приспособительный характер эволюционных преобразований.

Большой вклад в развитие эволюционной морфологии внес А. Н. Северцов. Работы А. Н. Северцова в этой области были продолжены И. И. Шмальгаузен (1884—1963), В. Н. Беклемишевым (1890—1976), В. А. Догелем (1882—1955).

7.12.2. Методы эволюционной морфологии

В эволюционной морфологии основным является метод «тройного параллелизма», сочетающий методы сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Палеонтологические данные дают возможность представить события, происходившие реально в прошлом, и таким образом проверить правильность выводов, вытекающих из материалов сравнительного анализа строения современных организмов. Именно палеонтология представляет такие веские доказательства эволюции, как переходные формы организмов, сочетающие признаки более древних и более молодых групп. На основании палеонтологических находок удается построить филогенетические ряды, т. е. последовательности ископаемых форм, связанных друг с другом в процессе эволюции. Сравнительно-эмбриологические доказательства эволюции базируются на явлениях зародышевого сходства и рекапитуляции (см. 7.9.1 и 7.9.2).

Основной вклад в исследования закономерностей филогенеза внесли сравнительно-анатомические исследования.

С помощью метода тройного параллелизма эволюционная морфология устанавливает и дифференцирует гомологичное и аналогичное сходство структур, гомологичные и аналогичные органы, что составляет первоначальную задачу филогенетических исследований.

Гомологичное сходство (от греч. homologos — одинаковый) проявляется в следующем: 1) единство плана строения органов, одинаковое соотношение и расположение их частей; 2) одинаковое расположение органов в теле; 3) происхождение органов из одних и тех же эмбриональных зачатков. При этом функция органов может быть как одинаковой, так и различной. Примером гомологичных органов служат передние конечности различных позвоночных, которые имеют один и тот же план строения — сначала идет плечо, затем предплечье, запястье, пястье и фаланги пальцев (рис. 130, см. на цвет. вкл.).

Причина гомологичного сходства — историческое родство, т. е. происхождение органов от одного и того же органа общего предка. Благодаря этому сходство организации сохраняется даже в различных условиях существования, в то время как функция в новых условиях нередко видоизменяется. Так, у кровососущих насекомых слюнные железы вместо секрета, смачивающего пищу, выделяют вещество, препятствующее свертыванию крови. Передняя конечность крота служит для рытья почвы, тогда как крыло птицы для полета. Благодаря различной функции возникают некоторые второстепенные отличия и в структуре, но общий план строения и соотношение частей гомологичных органов остаются неизменными. Изучение отличий в строении гомологичных органов позволяет проследить способы и направления их преобразования в процессе исторического развития.

Аналогичное сходство (от греч. *analogos* — сходный) выражается в одинаковой функции. Оно может сопровождаться лишь внешним морфологическим сходством. Аналогичными органами являются крыло бабочки и птицы, конечности членистоногих и позвоночных. Сходство аналогичных органов определяется одинаковыми условиями существования и, следовательно, экологическими задачами и не зависит от филогенетических связей. Организмы, обитающие в одинаковых условиях, нуждаются в сходных по функции приспособлениях. Так, бабочка и птица, обитающие в воздушной среде, имеют несущие поверхности в виде крыльев, источники развития которых у названных животных совершенно различны.

Большое значение для понимания закономерностей филогенеза имеет изучение эволюционных изменений как строения, так и функций органов. Структура и функции взаимно обусловлены. Нельзя представить себе изменения в строении органа без соответствующих изменений его функций и наоборот — изменение функции без изменения строения (формы). Не существует также органов, не выполняющих какой-нибудь функции, и нет функций, не связанных с каким-либо органом. В процессе исторического развития смена функций всегда неразрывно связана со сменой форм. С другой стороны, эволюционно обусловленные изменения морфологии всегда отражают преобразования определенных функций организма.

7.12.3. Главные принципы и предпосылки эволюционных преобразований органов

В основе эволюционных преобразований структур лежат процессы дифференциации и интеграции. Сущность процесса дифференциации заключается в том, что первоначально однородная структура подразделяется на обособленные части, приобретающие различное строение, и, одновременно различные, более частные, функции по сравнению с исходной структурой. Благодаря таким филогенетическим дифференцировкам орган из простого становится сложным, а функции органа более разнообразными, что расширяет возможности приспособления организма к среде.

Примером дифференциации является изменение пищеварительной трубки в подтипе позвоночных. В процессе эволюции пищеварительный тракт подразделяется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, двенадцатиперстную кишку с печенью и поджелудочной железой, тонкий и толстый кишечник. В различных отделах пищеварительной трубки пища подвергается определенным видам воздействия (механическое, химическое), что приводит в общей сложности к более полной переработке и повышению усвояемости пищи. Более высокая степень усвояемости пищи, в свою очередь, обеспечивает более высокий уровень жизненных процессов и, следовательно, жизнеспособности.

Дифференциация неразрывно связана с процессом интеграции (усиления взаимозависимости частей организма).

Обособляющиеся части специализируются на выполнении одной, более узкой функции исходного органа и в связи с этим в своем существовании становятся более зависимыми от остальных компонентов организма. Поэтому параллельно дифференциации происходит интеграция, нарастает степень соподчинения частей организма между собой и подчинение их организму как целостной системе. Принцип интеграции составляет основу функциональной кооперации отдельных структур и органов. Важным проявлением этого принципа служит объединение органов и частей, различных по происхождению и положению в организме, в функциональные системы (П. К. Анохин), которые обеспечивают ту или иную существенную сторону жизнедеятельности. Так, органы дыхания и кровообращения составляют систему, поддерживающую в тканях требуемый уровень окислительных процессов. Каждой группе организмов свойствен свой набор органов в той или иной функциональной системе, что обусловлено филогенезом.

Необходимой предпосылкой филогенетических преобразований органов служит их мультифункциональность. Большинство органов одновременно выполняют несколько функций, одна из которых является главной, в то время как остальные — второстепенными. Так, передняя конечность собак выполняет функции передвижения (главная), рытья земли, удержания пищи, плавания. У некоторых кольчатых червей органы выделения одновременно служат и для выведения половых продуктов. Благодаря мультифункциональности возможно разделение функций и их преобразование.

Еще одной важной и обязательной предпосылкой эволюционных преобразований органов является способность к количественным изменениям функций (главных и второстепенных), которые они выполняют.

7.12.4. Способы морфофункциональных преобразований органов

Способы морфофункциональных изменений органов в филогенезе разнообразны. Более того, в процессе эволюции конкретных групп организмов они сочетаются сложным образом, что затрудняет выделение их «в чистом виде». Вместе с тем типичные способы таких

изменений могут быть описаны. Наиболее часто эволюция органов происходит способом смен функций. В этом случае главная функция может потерять свое значение, а одна из второстепенных стать главной. Во всех случаях смены функции одновременно происходят и изменения строения. Так, у предков позвоночных кожные чешуи при переходе на челюсти приобрели функцию зубов. Плавательный пузырь кистеперых рыб в процессе эволюции превратился в орган дыхания атмосферным воздухом.

Среди других способов филогенетических преобразований наиболее важными являются расширение, усиление и активация функций, а также субституция органов и функций. Примером расширения функций служит эволюция грудных плавников рыб. Первоначально они выполняли функции удержания тела на определенном уровне и создания устойчивости, затем стали рулями глубины и направления движения, а у донных рыб — одновременно органами передвижения по дну и опоры.

Усиление или интенсификация функций сопровождается увеличением числа основных функциональных единиц, из которых состоит орган. Нередко это связано с ростом размеров органа и перестройкой его гистологической структуры. Примером может служить развитие переднего мозга позвоночных, эволюция молочных желез путем увеличения числа долей. Активацию функций или превращение пассивных органов в активные можно показать на примере развития подвижных плавников рыб из боковых кожных складок.

Способ филогенетических преобразований известный как субституция или замещение органов и функций заключается в том, что в процессе филогенеза один орган замещается другим, принимающим на себя функцию первого. Замещаемый орган или исчезает, или становится рудиментарным. Например, хорда замещается позвоночником, головная почка позвоночных — туловишной.

Исследования филогенеза указывают, что в ходе эволюции могут наблюдаться гетеротопии, которые заключаются в изменении места закладки органа или смещении его относительно главных осей тела. Так, сердце птиц и млекопитающих смещается в грудную полость, передние конечности высших позвоночных смещены более кзади, чем грудные плавники рыб. Филогенетические преобразования проявляются также в виде гетерохроний — изменения времени закладки органа. Так, у высших позвоночных закладка сердца происходит раньше, чем у низших.

Для эволюции характерны явления гетеробатмии и компенсации органов и функций. Под гетеробатмией понимают неодинаковый эволюционный уровень развития частей органа или организма. Явление компенсации органов и функций состоит в том, что в процессе филогенеза представители разных групп организмов сходные экологические задачи решаются путем прогрессивного изменения лишь части органа или системы органов. Например, у некоторых видов млекопитающих специализация к определенной пище

затрагивает желудок, а у других — зубную систему. Явления гетеробатмии и компенсации органов и функций имеют большое эволюционное значение, так как благодаря способности изменяться частями орган и организм сохраняют «резервные» неспециализированные структуры, что может быть использовано в дальнейшем развитии в ином направлении.

7.12.5. Соотносительные преобразования органов

Онтогенетические корреляции. Организм представляет собой в структурном и физиологическом отношении гармоничное целое и соответствует определенному плану строения. Такой результат достигается в эволюции благодаря согласованности филогенетических преобразований органов и частей организмов. Коррелятивные изменения структур организма в процессе исторического развития находят отражение в особенностях соотносительного развития органов и частей в онтогенезе современных животных. Предварительное знакомство с онтогенетическими корреляциями дает возможность понять значение филогенетических корреляций, для обозначения которых используется термин «координации».

Различают геномные, морфогенетические и эргонетические онтогенетические корреляции.

В случае геномных корреляций зависимость между развитием различных признаков организма определяется действием генов, а основным механизмом является плейотропия (см. 5.2.2). Примерами геномных корреляций могут служить сочетание безрогости и короткошерстности у коз, серой окраски кожуры семян и пурпурных цветов у гороха, мутация плодовой мухи, проявляющаяся в редукции крыльев и одновременном укорочении задней пары ног.

Морфогенетические корреляции характерны прежде всего для ранних эмбриональных стадий развития, когда функциональные связи между частями зародыша отсутствуют. При этом зачатки, образующиеся раньше, определяют развитие и характер изменений зачатков, возникающих позже. В основе корреляций такого рода лежит явление эмбриональной индукции (см. 6.5.1).

Морфогенетические корреляции обуславливают у позвоночных большинство соотношений в величине, форме и расположении отдельных органов и их частей в организме. При этом нарушение положения одного элемента корреляционной системы меняет положение или ход развития другого элемента.

Морфогенетические корреляции могут встречаться и на более поздних стадиях онтогенеза в том случае, если морфогенез не завершен. Примером этому служит связь между развитием оперения ног у мохноногих кур и укорочением 4-го пальца. Скелетогенная ткань пальца в этом случае используется на формирование закладок перьев.

Эргонетические корреляции проявляются на более поздних стадиях онтогенеза в растущем или взрослом организме. Они обусловлены взаимозависимостью функций различных органов или частей организма.

В качестве примера можно привести корреляции между развитием периферических органов, нервов и нервных центров в ЦНС. При удалении органа чувств или конечностей нервы и соответствующие нервные центры недоразвиваются. Такой же тип корреляции определяет зависимость между степенью развития мышцы и костного выступа, к которому она прикрепляется, или степенью развития кровеносных сосудов, ее снабжающих. Так, при экспериментальном параличе жевательных мышц у молодых горилл наблюдается недоразвитие скуловых дуг и гребней на черепной крышке. К эргоническим относятся корреляции между ходом развития половых желез и вторичных половых признаков или некоторых эндокринных желез и скелета.

Геномные корреляции составляют основу для других форм корреляций и прежде всего для морфогенетических. Морфогенетические корреляции являются важным фактором формообразования в эмбриогенезе на дофункциональных стадиях развития органов. Ими в основном определяется тип организации, характеризующий ту или иную систематическую группу. Эргонические корреляции сменяют морфогенетические на тех стадиях развития, когда органы уже осуществляют свои специфические функции. Благодаря функциональной согласованности частей дифференцированного организма, последний реагирует на изменение среды как целое.

Система корреляций представляет собой главный фактор нормального онтогенеза, обуславливающий согласованное течение формообразовательных процессов. В ходе эволюции она претерпевает определенные изменения. Причиной их служит непрекращающееся преобразование органов и структур, что вызывает дифференцировку самой корреляционной системы, появление в ней более частных, вторичных звеньев корреляций.

Корреляции могут оказывать на онтогенез более частное (распределение позвонков по отделам тела в зависимости от длины и расчлененности его в разных классах позвоночных) или более общее (зачаток хордомезодермы определяет развитие закладки нервной трубки у всех позвоночных) влияние. В процессе естественного отбора корреляции частного характера, имеющие ограниченное значение, нередко исчезают. Корреляции общего характера, сохраняющие свое полезное значение при широком круге условий, даже при глубоких преобразованиях организма, сохраняются естественным отбором. Примером может служить взаимозависимость между степенью развития мышцы и нервного центра или степенью развития органа и кровеносных сосудов его снабжающих. Такая корреляция полезна при любых перестройках организма, поэтому она в процессе эволюции сохраняется.

Подобные корреляции существуют длительное время и служат основой для дальнейшей прогрессивной эволюции. В результате в ходе исторического развития происходит медленное, но неуклонное накопление корреляций общего значения, что обуславливает преемственность форм, выражающуюся в повторении предковых черт организации (см. 7.9.2.).

Филогенетические корреляции (координации). Координации называют устойчивые взаимозависимости между органами или частями организма, обусловленные филогенетически. В структурной организации потомков координации проявляются в сосуществовании и согласованном изменении определенных морфофизиологических признаков, которые образуют постоянный комплекс у той или иной группы организмов. Если два или более органа изменяются взаимозависимо, то можно говорить о координированной эволюции этих структур. Указанная зависимость бывает прямой или косвенной, иногда обе части взаимосвязаны определенными условиями среды, но важно, что даже в ходе дальнейших эволюционных преобразований соотношение между ними сохраняет постоянный характер.

Различают топографические, динамические и биологические координации.

Топографические координации проявляются в сопряженном изменении органов, связанных между собой пространственно, но не связанных функционально. Примером может служить общий план строения различных типов или более мелких систематических групп животных. Так, у хордовых координированная система признаков включает хорду, нервную трубку, жаберные щели в глотке, у млекопитающих — млечные железы, волосной покров, диафрагму, левую дугу аорты. Топографическими координациями определяется также соотносительное расположение органов. У всех хордовых, как известно, на дорсальной стороне тела расположена нервная трубка, ниже идет хорда, под ней располагается кишечник, под которым находится сердце или орган, его заменяющий. Основой топографических координаций служат морфогенетические онтогенетические корреляции.

Динамические координации выражаются в согласованном изменении частей, связанных функционально. Так, существует зависимость между строением органа обоняния и обонятельными долями переднего мозга. У млекопитающих органам обоняния принадлежит важная роль в ориентации во внешней среде. Высокоразвитому органу обоняния в этой группе животных соответствуют обонятельные доли большого объема. У птиц орган обоняния играет второстепенную роль в уравнивании с внешней средой. В связи с этим строение его достаточно примитивно, а обонятельные доли мозга имеют небольшие размеры.

Биологические координации проявляются в согласованном развитии органов, которые не связаны ни функционально, ни топографически. В качестве примера приведем зависимость между формой зубов, длиной кишечника и специализацией конечностей у плотоядных и растительноядных животных. У плотоядных в соответствии с особенностями экологии хорошо развиты клыки, кишечник короткий, на ногах когти. У растительноядных развиты зубы с жевательной поверхностью, кишечник длинный, конечности несут копыта. Зависимость между координированными органами в этом случае только косвенная. Связующим и определяющим звеном здесь служат условия среды обитания организма (водная, воздушная, род пищи). Так,

способ добывания пищи определяет зависимость между длиной шеи и длиной передних конечностей у копытных.

Акуловые рыбы не имеют плавательного пузыря, их вес тяжелее воды, поэтому им трудно удерживаться на одной глубине. В соответствии с этим они имеют уплощенное, широкое брюхо, а плавники расположены в горизонтальной плоскости. У рыб, имеющих плавательный пузырь, изменяются согласованно оба признака. Координация определяется существованием рыб в водной среде.

Еще одним примером биологической координации является связь между формой зубов и челюстного сустава у хищных и копытных млекопитающих. Редукция клыков и развитие складчатых зубов у травоядных связана с изменением формы челюстного сустава — уплощение и расширение суставных поверхностей, что определило возможность скольжения нижней челюсти вперед, назад и в стороны. Полезность таких движений первично определяется характером пищи.

Так же как и корреляции, многие координации характеризуются устойчивостью. Таким свойством отличаются прежде всего динамические координации, поскольку возможность изменения структуры органов ограничивается необходимостью сохранения присущих им функций. Устойчивостью характеризуются также многие топографические координации, так как они основаны на стойких морфогенетических корреляциях. Устойчивость координаций, так же как и корреляций, составляет основу преемственности форм в процессе исторического развития.

7.12.6. Возникновение и исчезновение органов в филогенезе. Рудименты и атавизмы

В процессе эволюции одни органы появляются, тогда как другие могут исчезать. Механизм этих явлений в настоящее время раскрыт. Основу возникновения новых органов составляет принцип дифференциации, а необходимую предпосылку — мультифункциональность предсуществующих органов. В связи с развитием органов в новых направлениях происходит смена функций. Примером этому служит возникновение млечных желез млекопитающих, которые гомологичны потовым железам. В классе Млекопитающих встречаются виды с групповым расположением потовых желез в виде очаговых скоплений. Поскольку предки млекопитающих высасывали яйца (ехидна, утконос) и согревали детенышей телом, детеныши могли слизывать секрет потовых желез, расположенных на брюхе. Очевидно, пот содержал некоторое количество питательных веществ, поэтому мог играть определенную роль в выживании потомства. В процессе естественного отбора сохранялись формы с большим размером желез и увеличенным количеством питательного материала в их секрете. Строение желез постепенно усложнялось и в конечном итоге возник новый орган — молочная железа, секрет которой — молоко — обеспечивает существование детеныша на ранних стадиях постэмбрионального развития, повышая тем самым выживаемость вида.

Редукция (исчезновение) органов обычно связана с превращением полезного органа в относительно бесполезный или даже, что встречается очень редко, вредный. Чаше подобное превращение вызывают изменения окружающей среды, иногда появление другого органа, функционально замещающего первый (субституция). Примером может служить редукция головной почки анангий после появления туловищной. Редукция проявляется в уменьшении размеров органа и упрощении его строения. Для редуцированных органов характерна повышенная изменчивость, что имеет значение в медицинской практике. Так, длина червеобразного отростка (аппендикса) колеблется от 20 до 2 см. Степень редукции может быть различной. Иногда орган исчезает полностью, отсутствуя и у взрослых, и у зародышей. В других случаях он может быть представлен только у зародыша в виде эмбрионального зачатка (головная почка у высших позвоночных). Наконец, орган нормально развивается до определенной стадии, после чего его развитие останавливается, и он сохраняется у взрослых особей в недоразвитом состоянии, не выполняя присущей ему функции. Такие органы получили название рудиментарных или рудиментов. Примерами рудиментарных органов у человека служат слепая кишка, аппендикс, мигательная перепонка глаза, волосная покров, мышцы ушной раковины.

Редукция органа, ставшего бесполезным, обусловлена тем, что он перестает контролироваться естественным отбором. В результате происходит накопление мутаций, вызывающих нарушение его строения. Возникающие изменения нарушают коррелятивные связи органа с другими частями организма, что приводит к отклонениям в нормальном развитии и, в конечном итоге, к остановке развития этого органа на той или иной стадии. При тяжелых нарушениях связей не происходит даже закладки органа в эмбриогенезе.

Процесс недоразвития органов имеет свои закономерности. Последовательность выпадения этапов морфогенеза является обратной по отношению к нормальной последовательности формирования органа, т. е. прежде всего выпадают конечные стадии развития, затем более ранние и т. д. Например, при недоразвитии конечностей прежде всего выпадают закладки фаланг I и V пальцев, которые в норме закладываются последними. Если редукция идет дальше, нарушается закладка последующих дистальных отделов, в то время как проксимальные (плечо, бедро) сохраняются. В отдельных случаях развитие останавливается на стадии нерасчлененной конечности.

Некоторые органы, подвергающиеся редукции, присутствуют в виде эмбриональных закладок на протяжении многих поколений. В этом случае закладка органа сохраняется благодаря ее роли в эмбриогенезе в качестве элемента коррелятивных систем, определяющих развитие других жизненно важных органов. Поэтому процесс редукции не распространяется на ранние этапы формирования органа. Примером служит развитие у высших позвоночных хорды. В отсутствие редукции органы предков переходят во взрослое состояние (атавизмы).

Выше были рассмотрены общие принципы и способы филогенетических преобразований органов. Далее следует материал, иллюстрирую-

ший основные направления и этапы филогенеза систем органов в ряду позвоночных и человека.

Для удобства изучения филогенез каждой системы рассматривается отдельно. При этом не следует забывать, что организм представляет собой целостную систему и изменение одного органа вызывает преобразования в других частях его. Прежде всего это касается структур, которые образуют функциональные системы. Конечной целью эволюционной морфологии является формирование представлений о путях эволюции организма в целом.

Поскольку человек относится к типу Хордовых и подтипу Позвоночных, наибольший интерес для будущих врачей представляют преобразования органов в филогенезе этой группы животных.

7.13. ФИЛОГЕНЕЗ СИСТЕМ ОРГАНОВ ПОЗВОНОЧНЫХ

7.13.1. Наружные покровы

Начиная с низших хордовых обнаруживается подразделение наружных покровов или кожи на поверхностный эпителиальный слой эктодермального происхождения (эпидермис) и подстилающий его соединительнотканый, развивающийся из мезодермы (кориум или собственно кожа). У ланцетника покровные ткани развиты слабо, эпителий однослойный, цилиндрический, содержит отдельные железистые клетки. Кориум представлен незначительным слоем студенистой соединительной ткани.

В подтипе Позвоночных продолжается дифференцировка кожи на отчетливо различимые эпидермис и кориум. Эпидермис становится многослойным, его нижний слой состоит из цилиндрических клеток, активно размножающихся и пополняющих поверхностные слои клеток. Кориум представлен основным веществом, волокнами и клетками. Кожа образует ряд придатков, главными из которых являются защитные образования и железы.

Рыбы. У хрящевых рыб эпидермис содержит большое количество одноклеточных слизистых желез. Кориум плотный, волокнистый. Все тело покрыто плакоидной чешуей, представляющей собой пластинки, несущие шип или зубец. Ее основание лежит в кориуме, а шип прободает эпидермис и выходит наружу. Чешуя состоит из дентина — соединения органического вещества с известью, более твердого, чем кость, и не содержащего клеток.

4. Закладка плакоидной чешуи образуется на границе эпидермиса и кориума (рис. 131). Нижний слой эпидермиса приобретает форму колпачка, в который внедряется в виде сосочка масса мезодермальных клеток. Клетки, образующие стенки колпачка, становятся цилиндрическими. Подлежащие клетки мезодермы (склеробласты) также располагаются упорядоченно, сплошным слоем. Клетки этого слоя образуют дентиновую пластинку — основание чешуи, охватывающее мезодермальный сосочек. Беспорядочно расположенные в его середине клетки образуют пульпу. Дальнейшее утолщение дентина происходит за счет слоя склеробластов, на поверхности которых возникают все новые

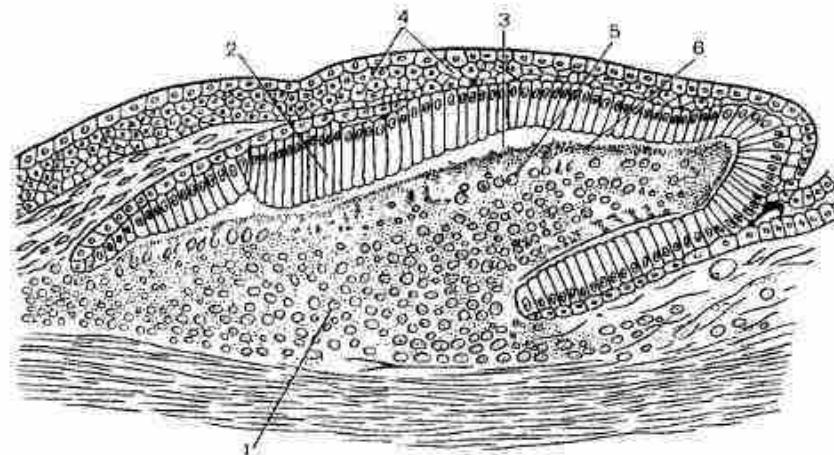


Рис. 131. Закладка плакоидной чешуи.

1 — сосочек кориума, 2 — клетки эмалеобразователя, 3 — эмаль, 4 — эпидермис, 5 — склеробласты, 6 — дентин

слои дентина, благодаря чему шип растет и проходит через эпидермис. Снаружи шип покрыт эмалью, еще более твердой, чем дентин.

У костных рыб тело также покрыто чешуей, но в отличие от хрящевых рыб — костной. Чешуя имеет вид округлых тонких пластинок, черепицеобразно налегающих друг на друга и снаружи покрытых тонким слоем эпидермиса. Развитие костной чешуи идет целиком за счет кориума, без участия эпидермиса. Филогенетически костная чешуя связана с более примитивной плакоидной чешуей.

Амфибии. Кожа земноводных голая, лишена чешуи. Ороговение верхнего слоя выражено слабо. Кориум представлен волокнами соединительной ткани, идущими строго параллельно, и клеточными элементами. В коже много слизистых желез. Кожные железы создают на поверхности жидкостную пленку, которая способствует газообмену (кожное дыхание) и защищает кожу от высыхания, так как слабое ороговение не предохраняет земноводных от потери воды. Кроме того, бактерицидные свойства секрета желез препятствуют проникновению микробов. Ядовитые железы защищают животное от врагов.

Рептилии. В связи с переходом к наземному образу жизни у рептилий увеличивается степень ороговения эпидермиса (защита от высыхания и от повреждений). Чешуя становится роговой. Эпидермис отчетливо подразделяется на два слоя: нижний (мальпигиев), клетки которого интенсивно размножаются, и верхний (роговой), содержащий клетки, постепенно отмирающие в результате особого рода перерождения. В клетках появляются капли кератогиалина — рогового вещества, количество которого постепенно увеличивается, ядро исчезает, клетка уплощается и превращается в твердую роговую чешуйку, которая затем слущивается. Благодаря размножению клеток

мальпигиевого слоя клетки рогового слоя постоянно восполняются. Развитие роговой чешуи поначалу идет также как и костной. Отличия развития наблюдаются на завершающей стадии и заключаются в преобразовании эпидермиса. У рептилий отсутствуют кожные железы.

Млекопитающие. Кожные покровы млекопитающих имеют особенно сложное строение. Оба слоя — эпидермис и кориум хорошо развиты. Эпидермис дает начало многим производным кожи — волосы, ногти, когти, копыта, рога, чешуя, различные железы. Собственно кожа приобретает значительную толщину и состоит преимущественно из волокнистой соединительной ткани. В нижней части кориума формируется слой подкожной жировой клетчатки.

Характерной особенностью млекопитающих является волосной покров, основная функция которого — защита тела от потери тепла. Волосы представляют собой роговые придатки сложного строения. У взрослого человека волосной покров имеется на всем теле, кроме ладоней и подошв, но сильно редуцированный.

В коже содержится большое количество многоклеточных желез — потовые, сальные и млечные. Потовые железы млекопитающих гомологичны кожным железам амфибий. Иногда потовые железы образуют местные скопления. Секрет потовых желез, как правило, имеет жидкую консистенцию и может быть слизистым или белковым по составу, или содержит жир. Потовые железы играют важную роль в процессах выделения и терморегуляции. Испарение пота связано с большой потерей тепла.

Сальные железы выделяют секрет, который смазывает волосы и поверхность кожи, защищая ее от воздействия среды. Появление сальных желез является отличительным признаком млекопитающих.

Млечные железы гомологичны потовым железам. Наиболее близкое сходство с потовыми железами имеют млечные железы клоачных млекопитающих (ехидна, утконос), у которых они расположены группой на так называемом железистом поле, которое находится в сумке для вынашивания яиц и детенышей. Секрет стекает на поверхность и слизывается детенышами. У сумчатых животных имеется сосок, где каждая железа открывается собственным отверстием. По краям развивающегося соска можно встретить все последовательные переходы между обычными потовыми и типичными млечными железами.

У живородящих по бокам брюха закладывается парная полоска утолщенного эпителия — млечная линия, а на ней млечные железы и соски. Расположение и число желез, а также сосков весьма различно. У видов, отличающихся плодовитостью, число сосков доходит до 22—25. С уменьшением числа рождаемых детенышей уменьшается число сосков, обычно встречается 1—8 пар. У летучих мышей, обезьян и человека только одна пара сосков на груди, однако в эмбриогенезе у человека их закладывается 5 пар. Иногда рождаются люди с дополнительными сосками, которые остаются во взрослом состоянии. Основное направление эволюции наружных покровов — дифференци-

ровка слоев кожи и ее производных (железы, чешуя, перья, волосы), обеспечивающих защиту от разнообразных воздействий среды — высыхания, механических воздействий, потери тепла и перегревания.

7.13.2. Скелет

Среди беспозвоночных чаще встречается наружный скелет в виде кутикулярных образований эктодермального эпителия. Наиболее развит подобный скелет у членистоногих. Он состоит из хитина, защищает тело от механических повреждений, высыхания и служит местом прикрепления мышц.

У низших хордовых (бесчерепных) появляется внутренний осевой скелет в виде хорды и плотных волокнистых тяжей, поддерживающих плавники и жаберные щели. Хорда представляет собой упругий тяж, состоящий из особых вакуолизированных клеток (производных энтодермы). Она тянется по спинной стороне от переднего конца тела до заднего. По поверхности хорду облегает эластичная оболочка. Опорная функция хорды обеспечивается упругостью оболочек и клеточных вакуолей, поддерживающих в клетках значительное внутреннее давление (тургор).

У высших хордовых (позвоночных) скелет высокой степени дифференцировки.

Осевой скелет. У низших позвоночных — круглоротых и низших рыб — хорда сохраняется в течение всей жизни. Но одновременно появляются верхние (у круглоротых) и нижние (у рыб) дуги позвонков в виде парных хрящей, расположенных метамерно над хордой и под хордой. Функционального значения дуги не имеют. У вышних рыб, кроме дуг, развиваются тела позвонков — или за счет разрастания оснований дуг, образующих вокруг хорды кольцо хрящевой или костной ткани, или частично за счет дуг, а частично из скелетогенной ткани, окружающей хорду. После образования тела позвонка к нему прирастают дуги. Концы верхних дуг срастаются между собой, образуя канал спинного мозга и остистый отросток, нижние дуги дают боковые выросты (поперечные отростки). Таким образом, первоначально каждый позвонок складывается из нескольких элементов. У рыб хорда сдвигается позвонками и приобретает вид четкообразного шнура. Позвоночник дифференцируется на туловишный и хвостовой отделы. Все позвонки туловишного отдела несут ребра. В хвостовом отделе ребра отсутствуют.

В позвоночнике амфибий дифференцируются два новых отдела — шейный и крестцовый, представленные каждый одним позвонком. Шейный отдел обеспечивает подвижность головы, необходимую в более сложных условиях наземной среды. Позвонки несут ребра. Крестцовый отдел возникает на границе хвостового и туловишного, дает опору тазовым костям и задним конечностям. Туловишный отдел представлен пятью позвонками, которые несут ребра незначительной длины. Они не доходят до грудины и кончаются свободно. У рептилий число отделов позвоночника увеличивается; появляется 4-й отдел — поясничный. Количество позвонков в отде-

лах увеличивается до 8—12. В шейном отделе происходят прогрессивные преобразования. Тело первого шейного позвонка не соединяется дугами, а срастается с телом второго шейного позвонка, образуя зубовидный отросток. Первый шейный позвонок приобретает форму кольца и может свободно вращаться на втором позвонке, что резко увеличивает подвижность головы. Ребра в шейном отделе редуцируются. В грудном отделе все позвонки несут хорошо развитые ребра. Большинство из них соединяется с грудиной, образуя грудную клетку. Появление грудной клетки обеспечивает более совершенный механизм дыхания. Для поясничного отдела характерны массивные поперечные отростки, образованные за счет прирастания рудиментарных ребер.

У млекопитающих во взрослом состоянии хорда сохраняется только в виде *nucleus pulposus* позвонков. Позвоночник состоит из пяти отделов — шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой. Характерно постоянное число позвонков в шейном отделе, равное 7. Ребра шейных позвонков полностью редуцированы. В грудном отделе количество позвонков колеблется от 9 до 14, чаще 12—13. Позвонки несут ребра, большинство их соединяется с грудиной. Поясничный отдел содержит от 2 до 9 позвонков, имеющих мощные поперечные отростки. Крестец образован сросшимися позвонками, в числе 10 и более. Количество позвонков в хвостовом отделе варьирует.

Как отражение некоторых этапов филогенеза позвоночных у эмбрионов человека на ранних стадиях развития все позвонки имеют ребра, которые в последующем развиваются в полной мере только в грудном отделе. Однако иногда редукция ребер не происходит или она задерживается, тогда возникают дополнительные ребра. Так, довольно частой аномалией скелета у человека являются шейные ребра у нижнего шейного позвонка. Аналогичным образом развивается добавочное ребро, связанное с первым поясничным позвонком. Среди других аномалий следует отметить развитие хвостового отдела позвоночника. В возрасте 1,5—3 мес хвостовой отдел позвоночника эмбрионов человека представлен 8—11 зачаточными позвонками. К концу 3-го мес наружный отдел хвоста редуцируется и погружается в складку между быстро растущими ягодицами. Во внутренней части хвоста количество позвонков уменьшается до 6—2, чаще остается 4. Впоследствии они срастаются между собой, образуя копчик. В отдельных случаях хвостовой отдел позвоночника не останавливается в развитии, а продолжает расти одновременно с другими частями тела. В результате у человека развивается хвостовой придаток. В литературе описаны случаи, когда длина хвоста превышала 20 см. Во взрослом состоянии позвоночник человека приобретает S-образный изгиб, связанный с прямохождением.

Скелет свободной конечности. Впервые конечности возникают у рыб в виде парных плавников — грудных и брюшных, которые в процессе эволюции преобразуются в пятипалые конечности — органы передвижения наземных животных.

У большинства рыб в скелете грудного плавника различают проксимальный отдел, состоящий из небольшого числа (1—3) сравнительно крупных хрящевых пластинок, и дистальный отдел,

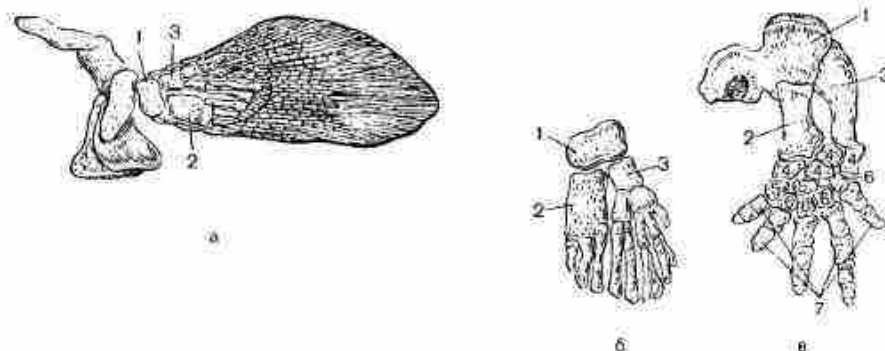


Рис. 132. Скелет парного плавника кистеперой рыбы и стетонефала.

а — плечевой пояс и плавник кистеперой рыбы; б — внутренний скелет плавника; в — скелет передней конечности стетонефала; 1 — элемент, гомологичный плечевой кости; 2 — элемент, гомологичный лучевой кости; 3 — элемент, гомологичный локтевой кости; 4 — кости проксимального ряда запястья; 5 — кости медиального ряда запястья; 6 — кости дистального ряда запястья; 7 — фаланги пальцев.

построенный из большого числа радиально расположенных тонких лучей. Каждый луч состоит из большого числа мелких элементов, расположенных по его оси. Все части скелета плавника неподвижно соединены между собой и образуют единую плоскость. С плечевым поясом плавник соединен неподвижно, поскольку в сочленении участвует несколько элементов проксимального отдела. У подавляющего большинства рыб плавники не могут служить опорой для тела, а используются как средство для изменения направления движения (повороты). Исключение составляют плавники ископаемых кистеперых рыб (*Crossopterygia*), широко распространенных в девонском периоде (примерно 300 млн. лет назад) и затем вымерших. Лишь одна из ветвей кистеперых сохранилась до наших дней в районе юго-восточного побережья Африки.

Как показывают материалы палеонтологии, у кистеперых рыб в скелете плавников возник ряд изменений, подготовивший их преобразование в пятипалую конечность. Произошло уменьшение числа костных элементов скелета плавников и их укрупнение путем слияния. Проксимальный отдел плавника состоит у этих рыб только из одного крупного костного элемента. За ним следуют два массивных элемента, гомологов костей предплечья наземных форм. К ним прикрепляются радиально расположенные лучи, число которых уменьшается по сравнению с остальными рыбами — до 7—12 (рис. 132). Вторая особенность парных плавников кистеперых — высокая подвижность в сочленении с плечевым поясом. Так как в соединении участвует только один костный элемент, плавник может совершать вращательные движения. Благодаря указанным преобразованиям плавники этой группы рыб начинают служить опорой для тела и могут использоваться для передвижения по твердому субстрату. Эта новая функция плавников была обусловлена особенностями существования кистеперых рыб. Они обитали в мелких густо заросших, часто пересыхающих водоемах, где нередко единственно возможным способом передвижения являлось

переползание с помощью плавников. Одновременно резкие колебания уровня воды и содержания кислорода вызвали у этих рыб появление добавочных органов дыхания, позволяющих использовать кислород воздуха (см. 7.13.4). В период климатических изменений на Земле, в частности при сокращении водной поверхности при крупных горнообразовательных процессах, кистеперые рыбы, обладая органами атмосферного дыхания и конечностями для передвижения по твердой поверхности, смогли выжить и освоить новую среду обитания — сушу, где они дали начало земноводным.

Первые амфибии (стегоцефалы) обладали конечностями пятипалого типа. Их скелет по плану строения и соотношению костей имел большое сходство с плавниками кистеперых (см. рис. 132, в). Так же как и у кистеперых рыб, проксимальный отдел представлен одним крупным элементом (плечо), за ним следует 2 костных элемента, составляющих предплечье, затем идет 3—4 ряда мелких костей, сохраняющих правильное радиальное расположение (запястье). После запястья следует пясть (5 костей) и, наконец, фаланги пальцев, также сохраняющие радиальный тип расположения костей. Такой план строения скелета единый для всех наземных позвоночных.

Наряду с упрощением строения и уменьшением числа элементов важным моментом в процессе преобразования плавников в конечности наземного типа явилась замена прочного соединения элементов скелета между собой подвижными сочленениями в виде суставов. В результате конечность из простого рычага превратилась в сложный рычаг, части которого подвижны относительно друг друга. Процесс упрощения скелета конечности кистеперых продолжался и позднее. Основные изменения затронули дистальный отдел. Так произошло дальнейшее уменьшение количества лучей. Предки наземных форм имели 7 пальцев, соединенных перепонкой. При выходе на сушу крайние пальцы редуцировались и превратились в рудименты. Сократилось также количество костных элементов в запястье. Амфибии имеют 3 ряда костей запястья — проксимальный, средний и дистальный. У высших позвоночных исчезает средний ряд, а количество костей в каждом ряду последовательно уменьшается, так же как и фаланг. Одновременно в процессе эволюции наземных форм происходит значительное удлинение костей проксимальных отделов — плеча, предплечья, а также дистального отдела (пальцы), в то время как кости среднего отдела укорачиваются.

Все классы наземных позвоночных имеют общий план строения передней конечности, но у различных форм мы встречаемся с большими или меньшими отклонениями от единой схемы. Эти изменения — результат приспособления к различным условиям существования или специализации. Например, роющая передняя конечность крота приобрела лопатообразную форму и несет шесть пальцев. В передней конечности птицы, приспособленной для полета, сросшиеся кости запястно-пястного отдела образуют опору для прикрепления мышц.

Рука человека сохраняет план строения конечности предков — плечо, предплечье, запястье, пясть, фаланги пальцев. Вместе с тем она имеет отличия, связанные с ее новой функцией — прев-

ращением в орган труда. Особенности строения и исключительное многообразие конкретных функций руки человека возникли в процессе освоения трудовой деятельности. Рука, таким образом, как отмечал Ф. Энгельс, является не только органом, но также и продуктом труда.

Происхождение парных конечностей. Поскольку конечности позвоночных возникают в виде парных плавников рыб, основным является вопрос о происхождении в процессе эволюции именно этих структур.

Согласно существующим представлениям парные плавники возникли из кожных складок, расположенных по бокам туловища. Такого рода образования среди ныне живущих организмов встречаются у ланцетника в виде метаплевральных складок и у личинок рыб. Кожные складки древнейших рыб располагались горизонтально и тянулись от переднего конца тела к заднему, не имея ни скелета, ни собственной мускулатуры. Считают, что они служили для увеличения брюшной поверхности животного. Низшие рыбы не имеют плавательного пузыря, а удельный вес их больше удельного веса воды. Поэтому горизонтальные складки, увеличивая брюшную поверхность, замедляли погружение тела в воду. Позднее в кожных складках появились собственный скелет в виде лучей и мускулатуры, расположенные метамерно в каждом сегменте. С появлением скелета, мускулатуры и увеличением размеров складки приобрели новые функции. Они создавали поверхность, обеспечивающую подъемную силу (аналогично крыльям самолета) и служили рулями глубины. Такие функции выполняют плавники современных низших рыб.

Для изменения положения тела рыбы в воде наибольшее значение имели крайние отделы складок, как наиболее удаленные от центра тяжести. Поэтому в процессе естественного отбора сохранились формы с большим развитием крайних отделов складок. Средняя часть, не имеющая функционального значения, постепенно редуцировалась. В результате со временем передние и задние концы складок оказались разобщенными, самостоятельными образованиями (рис. 133). За счет слияния оснований лучей образовались пояса конечностей. У высших рыб произошло перемещение плавников в вертикальную плоскость. На последующих этапах эволюции богато расчлененные плавники дали начало пятипалым конечностям наземных.

Теория происхождения парных плавников из боковых складок имеет ряд доказательств. Так, парные плавники эмбрионов современных рыб закладываются в виде горизонтальных складок, имеющих большую протяженность. Позднее их длина значительно сокращается. Мускула-

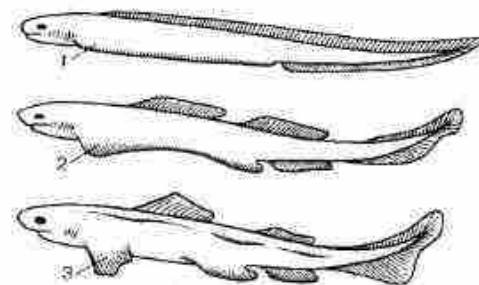


Рис. 133. Происхождение парных плавников рыб.

1 — боковые парные складки; 2 — начальные фазы обособления конечных отделов; 3 — возникновение парных плавников.

тура парных плавников развивается в виде метамерно расположенных мускульных почек, причем у некоторых рыб мускульные почки закладываются на всем пространстве между передней и задней парой плавников. Скелет плавников вначале имеет также метамерное расположение и лишь затем концентрируется.

Следует отметить, что у эмбрионов человека пятипалые конечности закладываются в виде небольших горизонтальных складок, по форме напоминающих плавники.

Скелет головы (череп). Череп позвоночных состоит из 2 основных отделов — осевого и висцерального черепа. Осевого отдела (черепная коробка) представляет собой продолжение осевого скелета и служит для защиты головного мозга и органов чувств. Висцеральный отдел (лицевой череп) образует опору для передней части пищеварительного тракта.

Оба отдела черепа развиваются независимо друг от друга и различными путями. Наиболее значительные преобразования в процессе эволюции происходят в висцеральном черепе, элементы которого преобразуются в челюстной аппарат, а у высших, кроме того, дают начало элементам органа слуха.

Особенно отчетливо происхождение основных элементов черепной коробки у позвоночных прослеживается в эмбриональном периоде. Черепная коробка у зародышей всех позвоночных закладывается под головным мозгом в виде двух пар хрящей. Задняя пара хрящей представляет собой удлиненные пластинки, расположенные по бокам переднего конца хорды, и поэтому названные парахордальи. Передняя пара хрящей или трабекула лежит впереди от хорды, под основанием переднего мозга. Одновременно образуются парные хрящевые капсулы вокруг зачатков органов слуха, обоняния, а также глазничные хрящи. Разрастаясь, трабекулы и парахордальи сливаются между собой, образуя черепную коробку, прикрывающую мозг снизу и с боков. Слуховые и обонятельные капсулы также прирастают к черепной коробке. Глазничные хрящи заполняют боковые стенки.

Положение парахордальи по отношению к хорде сходно с положением элементов позвоночника по отношению к хорде в туловищной части. Кроме того, в задней части парахордальи обнаруживаются следы сегментации. На этом основании считают, что парахордальные хрящи возникли путем слияния определенного числа позвонков (рис. 134). Трабекулы не имеют сходства со структурами осевого скелета. Висцеральная часть черепа у зародышей позвоночных состоит из метамерно расположенных хрящевых дуг, охватывающих подобно обручам начальный отдел пищеварительного тракта. Дуги отделены друг от друга висцеральными щелями. Дуги принято обозначать порядковыми номерами в соответствии с их расположением по отношению к черепу. Ближайшая к черепной коробке пара — первая, следующая за ней — вторая и т. д. Уже у зародыша две передние дуги (1-я и 2-я) отличаются от остальных расчленением на меньшее количество составных элементов и большей массивностью (рис. 135). В процессе дальнейшего развития именно эти дуги претерпевают сложное преобразование, преобразуясь в челюсти, а у высших, кроме того,

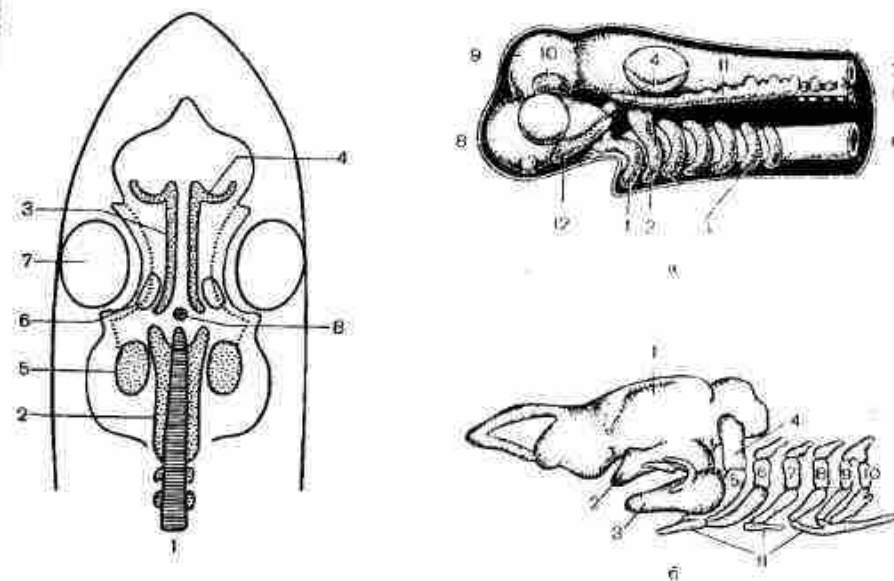


Рис. 134. Распределение хрящевых закладок осевого черепа акулы (вид со спинной стороны). Закладки обведены контурами черепа и головы взрослого животного. 1 — хорда; 2 — парахордальи; 3 — трабекулы; 4 — обонятельные капсулы; 5 — слуховая капсула; 6 — глазничные хрящи; 7 — глаза; 8 — цератогий.

Рис. 135. Хрящевой череп акулы.

а — зародыш: 1 — челюстная дуга; 2 — подязычная дуга; 3 — 3-я жаберная дуга; 4 — слуховая капсула; 5 — хорда; 6 — кишка; 7 — спинной мозг; 8 — передний мозговой пузырь; 9 — средний мозговой пузырь; 10 — глазничные хрящи; 11 — парахордальи; 12 — трабекулы; б — embryo: 1 — осевой череп; 2 — небноквадратный хрящ; 3 — нижний хрящ; 4 — дуга; 5 — гиоид; 6-10 — жаберные дуги; 11 — кишка.

дают начало опорному аппарату языка и элементам органа слуха. Поскольку 1-я дуга у большинства современных позвоночных приобретает функцию челюстного аппарата, ее называют еще челюстной дугой, а 2-ю дугу — тоже по функции — подязычной или гиоидной. Остальные дуги, начиная с 3-й, называют жаберными, поскольку у низших они служат опорой для жаберного аппарата.

На ранних этапах развития висцеральный и осевой отделы черепа не связаны между собой, но позднее такая связь возникает.

Общие для всех зародышей закладки осевого и висцерального черепа в процессе постэмбрионального развития претерпевают изменения в соответствии с особенностями исторического развития каждого класса.

У низших рыб (хрящевых) осевой череп во взрослом состоянии более плотно охватывает мозг. Появляется затылочный отдел, слуховые капсулы включаются в боковые стенки, обонятельные хрящи присоединяются к передней части черепа. Висцеральный череп состоит из ряда хрящевых висцеральных дуг, охватывающих глотку наподобие обруча (см. рис. 135), из которых 1-я (челюстная) дуга состоит всего из двух крупных хрящей, вытянутых в передне-заднем направлении — верхнего (небноквадратного) и нижнего (меккелева). Верхние и нижние

хрящи каждой стороны сращены между собой и выполняют функции челюстей (первичные челюсти). 2-я висцеральная дуга состоит из двух парных и одного непарного хряща, соединяющего снизу парные хрящи между собой. Верхний элемент пары, более крупный, — гиомандибулярный хрящ, нижний парный элемент — гиоид, непарный — копула. Верхний край гиомандибулярного хряща соединен с черепной коробкой, нижний с гиоидной, а передний — с лежащей впереди челюстной дугой. Таким образом, гиомандибулярный хрящ выполняет роль подвеска для челюстной дуги, она присоединяется к черепу с помощью подъязычной дуги. Такой тип соединения челюстей с черепом называется гиостилией (гиостильный череп) и свойствен низшим позвоночным. Остальные дуги (3—7) образуют опору для дыхательного аппарата.

У высших рыб (костные), наряду с первичным, хрящевым черепом, гомологичным осевому черепу низших рыб, появляется вторичный череп из накладных костей. Вторичный череп значительно шире первичного. Он покрывает первичный череп сверху (парные теменные, лобные, носовые кости), снизу (большая непарная кость — парасфеноид) и с боков (надвисочная, чешуйчатая кости). Основные изменения висцерального черепа касаются челюстной дуги. Верхняя челюсть вместо одного крупного небноквадратного хряща состоит из 5 элементов — небный хрящ, квадратная кость и 3 крыловидных кости. Впереди от первичной верхней челюсти образуются 2 крупные накладные кости — предчелюстная и челюстная, снабженные крупными зубами, которые становятся вторичными верхними челюстями. Дистальный конец первичной нижней челюсти также покрывает большая зубная кость, она выдается далеко вперед и образует вторичную нижнюю челюсть. Таким образом, функция челюстей у высших рыб переходит к вторичным челюстям, образованным накладными костями. Подъязычная дуга сохраняет прежнюю функцию подвеска челюстей к черепу. Следовательно, череп высших рыб также гиостильный.

У земноводных значительные изменения касаются в основном висцерального отдела, поскольку с переходом к наземному образу жизни происходит замена жаберного дыхания кожно-легочным.

Первичный череп амфибий почти не подвергается окостенению и не отличается от первичного черепа рыб. Для вторичного черепа характерно выраженное сокращение числа костных элементов.

В отношении висцерального черепа одно из главных отличий заключается в новом способе соединения челюстной дуги с черепом. Амфибии в отличие от гиостильного черепа рыб имеют череп аутоостильный, т. е. у них челюстная дуга соединена с черепом непосредственно, без помощи подъязычной дуги, благодаря срастанию небного хряща челюстной дуги (первичная верхняя челюсть) на всем протяжении с осевым черепом. Нижнечелюстной отдел соединяется с верхнечелюстным и, таким образом, связь с черепом без помощи подъязычной дуги. Благодаря этому гиомандибулярный хрящ освобождается от функции подвеска челюстей (рис. 136).

Новый способ присоединения челюстей к черепу влечет ряд важных преобразований в подъязычной дуге. Гиомандибулярный хрящ сильно

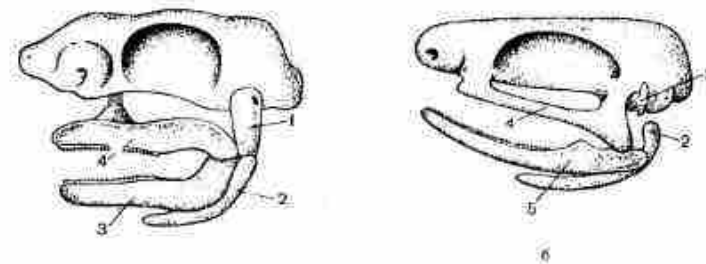


Рис. 136. Типы сочленений нижней челюсти с черепом.

а — гиостильный череп акулы; б — аутоостильный череп амфибии; 1 — гиомандибулярный хрящ; 2 — гиоид; 3 — нижний хрящ (искожелев) челюстной дуги; 4 — небноквадратный хрящ верхней челюсти; 5 — нижняя челюсть.

редуцируется и приобретает совершенно новую функцию — входит в состав слухового аппарата в качестве слуховой косточки (столбик). Смене функций способствовало расположение гиомандибулярного хряща рядом со стенкой слуховой капсулы и превращение первой висцеральной щели, в которой находился редуцированный гиомандибулярный хрящ, в воздухоносную полость среднего уха. Оказавшись внутри барабанной полости, гиомандибулярный хрящ становится слуховой косточкой, которая участвует в передаче звуковых колебаний внутреннему уху. Это имело важное значение при освоении амфибиями наземной среды, поскольку обеспечило более совершенное восприятие звуковых сигналов, которые в наземных условиях проводятся слабее, чем в водной среде. Частично подъязычная дуга — гиоидный хрящ вместе с жаберными дугами образует опору для языка и подъязычный аппарат, частично — гортанные хрящи.

У зародышей рептилий также закладываются четыре пары жаберных дуг и жаберные щели, из которых прорывается наружу только одна, а именно первая, расположенная между челюстной и подъязычной дугами, тогда как остальные быстро исчезают. Осевой череп в отличие от земноводных состоит только из костной ткани. Висцеральный череп рептилий, так же как и амфибий является аутоостильным. Однако есть и некоторые отличия. Передний элемент первичной верхней челюсти — небный хрящ — редуцируется. Поэтому в приращении верхней челюсти к черепу участвует только задний отдел — квадратная кость. Соответственно площадь поверхности приращения уменьшается. С квадратной костью верхней челюсти соединяется нижняя челюсть и таким путем присоединяется к черепу. Единственная жаберная щель, прорывающаяся наружу в эмбриональном периоде, преобразуется в полость среднего уха, а гиомандибулярный хрящ — в слуховую косточку. Остальная часть висцерального скелета образует подъязычный аппарат, который состоит из тела подъязычной кости и трех пар отростков. Тело подъязычной кости образуется за счет сращения копул подъязычной дуги и всех жаберных дуг (см. рис. 135). Передние рожки этой кости соответствуют нижнему парному элементу подъязычной дуги — гиоиду, а задние — парным элементам двух первых жаберных дуг.

В осевом черепе млекопитающих происходит уменьшение числа костей за счет их слияния. Резко меняется конфигурация черепа, что связано с прогрессивным увеличением объема мозга. В частности, передняя стенка черепной коробки приближается к обонятельным капсулам, мозговая полость постепенно надвигается на носовую, а у форм с наиболее развитым мозгом (человек) оказывается расположенной над носовой полостью, в то время как у низших мозговая полость находится позади носовой. Главная особенность висцерального черепа млекопитающих заключается в появлении принципиально нового типа сочленения нижней челюсти с черепом, а именно нижняя челюсть присоединяется к черепу непосредственно, образуя подвижный сустав с чешуйчатой костью черепной коробки. В этом сочленении участвуют только дистальный отдел покровной зубной кости (вторичная нижняя челюсть). Ее задний конец у млекопитающих изогнут вверх и заканчивается сочленовным отростком. Благодаря образованию указанного сустава квадратная кость первичной верхней челюсти теряет функцию подвеска нижней челюсти и превращается в слуховую косточку, которая получила название наковальни (рис. 137). Первичная нижняя челюсть в процессе эмбрионального развития полностью выходит из состава нижней челюсти и также преобразуется в слуховую косточку, которая получила название молоточек. И, наконец, верхний отдел подъязычной дуги — гомолог гиомандибулярного хряща — преобразуется в третью слуховую косточку — стремечко. Таким образом, у млекопитающих вместо одной образуются три слуховые косточки, которые составляют функционально единую цепь.

Нижний отдел подъязычной дуги у млекопитающих преобразуется в передние рожки подъязычной кости. Первая жаберная дуга дает начало задним рожкам, а ее копула — телу подъязычной кости; 2-я и 3-я жаберные дуги образуют щитовидный хрящ, впервые в процессе эволюции появляющийся у млекопитающих, а 4-я и 5-я жаберные дуги дают материал для остальных гортанных хрящей, а также, возможно, для трахеальных.

Как видно из приведенного сравнительно-анатомического обзора, скелет человека полностью гомологичен скелету млекопитающих. У человека нет ни одной кости, которая отсутствовала бы у представителей класса (рис. 138). Вместе с тем в процессе антропогенеза в скелете человека появляется ряд особенностей. Большинство из них прямо или косвенно связано с прямохождением. Согласно Ф. Энгельсу, переход к прямохождению явился главным фактором, обусловившим перестройку человеческого тела.

Прямое следствие перехода человека к передвижению на двух ногах являются:

1) изменения стопы, которая потеряла хватательную функцию и превратилась в орган с чисто опорной функцией, что сопровождалось появлением продольного свода стопы (амортизирует сотрясение внутренних органов при ходьбе);

2) мощное развитие большого (1) пальца по сравнению с другими, поскольку он становится главной точкой опоры, и потеря им значительной подвижности и способности к противопоставлению;

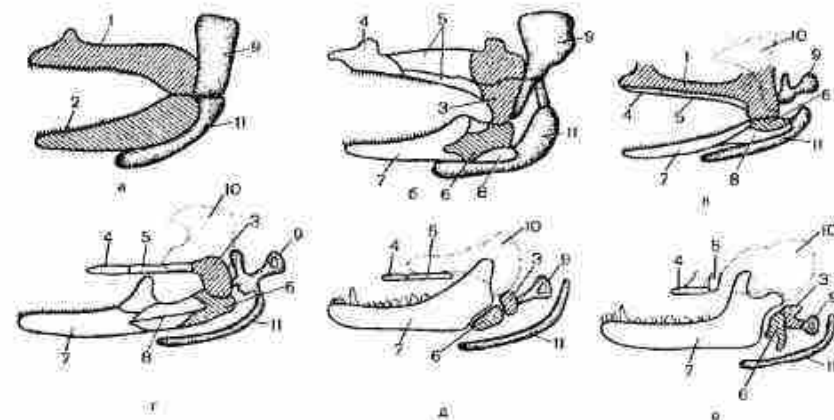


Рис. 137. Преобразование первых двух жаберных (висцеральных) дуг.

а — акула; б — костяная рыба; в — амфибия; г — рептилия; д — торлодонт; е — млекопитающее. 1 — небно-квадратный хрящ; 2 — нижний хрящ (молоток) челюстной дуги; 3 — квадратная кость (наковальня млекопитающих); 4 — небная кость; 5 — крыловидные кости; 6 — сочленовная кость (молоточек млекопитающих); 7 — зубная кость; 8 — угловая кость; 9 — гиомандибулярный хрящ (стремечко млекопитающих); 10 — чешуйчатая кость; 11 — гноид.

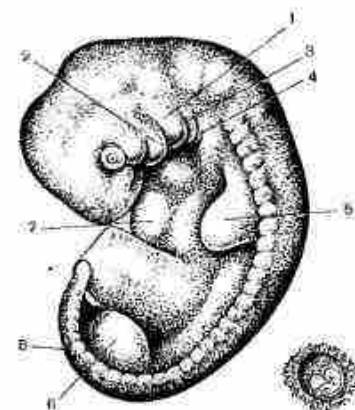


Рис. 138. Эмбрион человека в конце 5-й недели после оплодотворения. Видны висцеральные дуги.

1 — тиреоидная дуга; 2 — челюстная дуга; 3, 4 — висцеральные (жаберные) дуги; 5 — почка руки; 6 — почка ноги; 7 — сердечный выступ; 8 — аорт.

3) S-образный изгиб позвоночника, смягчающий толчки внутренних органов при ходьбе;

4) наклон таза под углом 60° к горизонтали в связи с перемещением центра тяжести;

5) перемещение затылочного отверстия и изменение положения головы относительно позвоночника;

6) появление сосцевидного отростка височной кости — места прикрепления грудино-ключично-сосцевидной мышцы, удерживающей голову в вертикальном положении.

Косвенно с прямохождением связаны: специализация верхних конечностей как органа труда в связи с освобождением их от функции передвижения; особенности мозгового черепа; характерные пропорции тела — более короткие руки и более длинные ноги.

Независимо от изменений, связанных с прямохождением, шло формирование подбородочного выступа нижней челюсти, возникшего в связи с членораздельной речью.

Процесс приспособления человека к прямохождению еще не

закончился, о чем свидетельствуют относительно частые случаи возникновения грыжи при поднятии больших тяжестей, выпадения матки.

Аномалии скелета составляют более половины всех врожденных заболеваний и пороков развития. Причинами их служат как эндогенные, так и экзогенные факторы. Наиболее часто встречаются аномалии нижних конечностей.

Поскольку при нарушениях формообразовательных процессов прежде всего выпадают более поздние этапы развития структур нередко отсутствует закладка пальцев. В то же время встречаются полидактилия или многопалость, синдактилия или срастание пальцев, брахидактилия или укорочение пальцев. Чем раньше в эмбриогенезе наступают нарушения развития, тем более выражены отклонения от нормального состояния органа. При действии тератогенных факторов на ранних стадиях внутриутробного развития конечностей последние у новорожденного имеют вид коротких боковых складок.

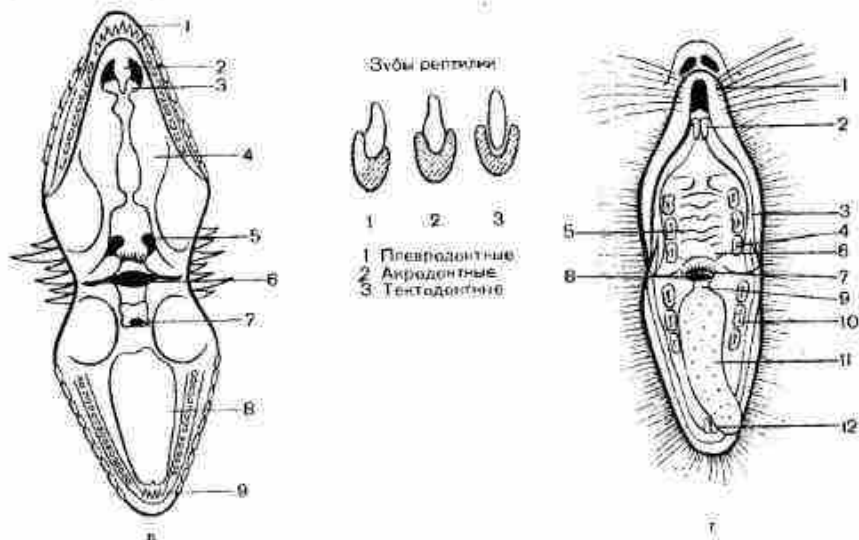
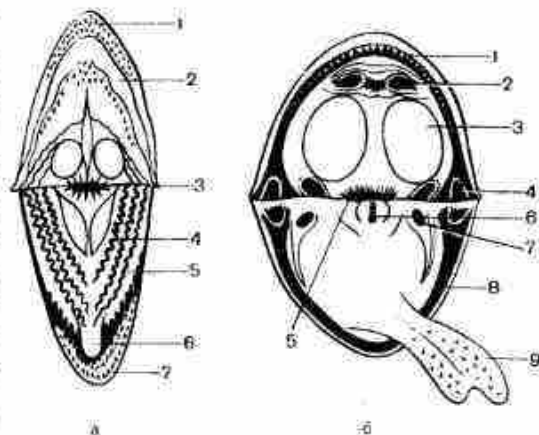
7.13.3. Органы пищеварения

Органы пищеварения беспозвоночных. Впервые пищеварительная система начинает формироваться у кишечнополостных. В процессе гастротрикции за счет втягивания энтодермы образуется первичная кишка (гастральная полость). Она сообщается с внешней средой только одним отверстием — ротовым, которое одновременно служит для выбрасывания непереваренных остатков пищи. Заднепроходного отверстия нет. Большинство типов животного мира, как и кишечнополостные, относятся к первичноротым, так как рот, образовавшийся в эмбриогенезе, функционирует всю жизнь. Иглокожие, погонофоры и хордовые составляют группу вторичноротых (см. рис. 127). У них ротовое отверстие сначала образуется на одном конце зародыша, а затем на противоположном конце происходит втягивание эктодермы, и образуется второе ротовое отверстие (вторичный рот). Первичный рот зарастает, а на его месте позднее формируется анальное отверстие.

У кишечнополостных внутриклеточное пищеварение начинается внутриполостным. Пища первоначально подвергается воздействию ферментов и измельчается в полости, а затем захватывается клетками энтодермы, где переваривается в пищеварительных вакуолях. У плоских червей (трематод) пищеварительная трубка также заканчивается слепо и состоит из двух отделов — переднего эктодермального, представленного хорошо развитой глоткой, и среднего (кишечник), развивающегося из энтодермы. Пищеварение внутриполостное и внутриклеточное. У круглых червей появляется третий отдел пищеварительного тракта — задний. Он образуется путем втягивания эктодермы на заднем конце тела, соединяется с полостью средней кишки и заканчивается на заднем конце тела анальным отверстием. С появлением задней кишки пища продвигается только в одном направлении, что обеспечивает более полное ее усвоение. Пищеварение становится только внутриполостным. Передний и задний отдел кишки, имеющие эктодермальное происхождение, выстланы кутикулой. У кольчатых

Рис. 139. Ротовая полость позвоночных.

а — рыба: 1 — зубы верхней челюсти; 2 — крыша ротовой полости; 3 — отверстие пищевода; 4 — жаберные щели; 5 — жаберные дуги; 6 — язык; 7 — зубы нижней челюсти; 8 — амфибии: 1 — зубы верхней челюсти; 2 — хоаны; 3 — глазные яблоки; 4 — отверстие слуховой трубы; 5 — отверстие пищевода; 6 — отверстие гортани; 7 — отверстие ротовой полости; 8 — нижняя челюсть; 9 — язык; б — рептилии: 1 — зубы верхней челюсти; 2 — сошник; 3 — хоаны; 4 — складки вторичного неба; 5 — отверстие слуховой трубы; 6 — отверстие пищевода; 7 — отверстие гортани; 8 — язык; 9 — зубы нижней челюсти; в — млекопитающее: 1 — верхняя губа; 2 — верхние резцы; 3 — преддверие полости рта; 4 — верхние моляры; 5 — твердое небо; 6 — мягкое небо; 7 — отверстие пищевода; 8 — отверстие гортани; 9 — надгортанник; 10 — нижние моляры; 11 — язык; 12 — нижние резцы.



червей в стенке кишки появляются мышечные элементы, обеспечивающие перистальтику, и развивается сеть кровеносных сосудов. У членистоногих происходит дальнейшая дифференцировка кишечной трубки и одновременно появляются приспособления для измельчения пищи (челюсти) и железы, секретирующие пищеварительные ферменты.

Органы пищеварения позвоночных. В связи с полупаразитическим или паразитическим образом жизни у круглоротых челюсти отсутствуют (рис. 139). Вместо ротовой полости имеется присасывательная воронка, на дне которой находится рот. Пищеварительная трубка не дифференцирована. Желудок отсутствует, глотка, пронизанная жаберными щелями, непосредственно переходит в кишечник, который не разделен на отделы и имеет незначительную длину. Кишечная трубка прямая, не образует изгибов. Печень развивается как

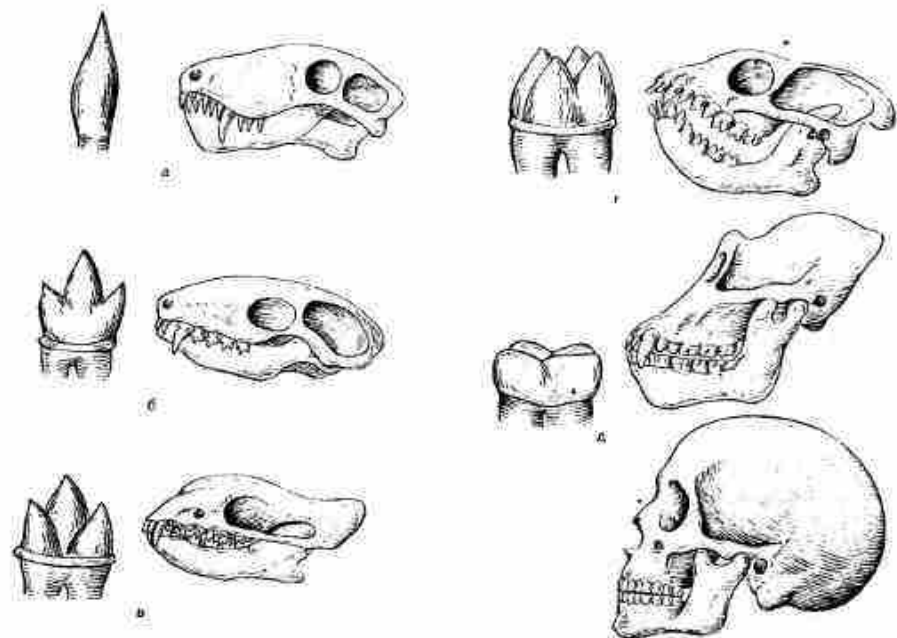


Рис. 140. Эволюция зубной системы позвоночных.

а — конические зубы пермских рептилий; б — трехзубчатые зубы ранних теропонов; в — трехзубчатые зубы примитивных млекопитающих; г — четырехзубчатые зубы ископаемой полуобезьяны; д — гетерозубчатые зубы высших обезьян и человека.

вырост начального отдела средней кишки и сохраняет примитивное строение ветвистой трубчатой железы. Поджелудочная железа находится в зачаточном состоянии.

Пищеварительный тракт рыб начинается ротовой полостью, крыша которой образована непосредственно основанием черепа (первичное небо).

По краю челюстей, а у некоторых на всей поверхности ротовой полости расположены зубы. Зубная система у рыб гомодонтная, т. е. зубы одинаковы по строению и функции (см. рис. 40). Обычно они имеют коническую форму, обращены назад и служат лишь для удержания пищи. По своему происхождению и развитию зубы гомологичны плакоидной чешуе хрящевых рыб. Смена зубов происходит в течение всей жизни. В ротовой полости рыб расположен примитивный язык в виде двойной складки слизистой оболочки. Желудки отсутствуют.

По сравнению с низшими хордовыми пищеварительный тракт рыб значительно дифференцирован, особенно у хрящевых. Ротовая полость переходит в глотку, стенки которой пронизаны жаберными щелями. За ней следует короткий пищевод, затем желудок степень обособленности которого различна. В кишечнике выделяют тонкий отдел и толстый, заканчивающийся анусом. Длина кишечника увеличивается, он образует петли. В петле тонкой кишки лежит поджелудочная железа. Печень

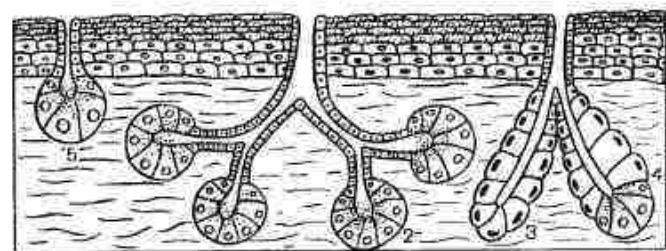
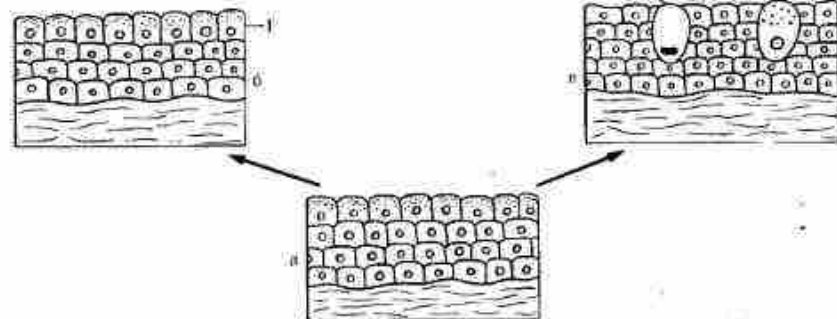


Рис. 141. Секреторный аппарат ротовой полости позвоночных.

а — секреторный эпителий первичных черепных животных; б — многослойный эпителий круглоротых; в — секреторный эпителий рыб; г — многослойный эпителий амфибий; д — многослойный эпителий рептилий; е — многослойный эпителий млекопитающих. 1 — слюнные (серозные) клетки; 2 — белковые (серозные) клетки; 3 — многослойные внеклеточные слюнные железы; 4 — многослойные плоские эпителиальные клетки; 5 — слюнные клетки; 2, 3 — внеклеточные альвеолы; 4 — трубчатые слюнные и белковые слюнные железы; 5 — многослойный плоский эпителий млекопитающих; 2 — белковые (слизистые) железы; 3 — слюнные слюнные железы; 4 — смешанные слюнные железы; 5 — внеклеточные малые слюнные железы.



развита хорошо, имеется желчный пузырь. У костистых рыб кишечник менее дифференцирован.

У амфибий ротовая полость не отделяется от глотки. Зубная система гомодонтная. Появляются слизистые железы (рис. 141). Их секрет служит для смачивания пищи, не оказывая на нее химического воздействия. В рото-глоточную полость открываются хоаны, свстакхивы трубы и гортанная щель. Полость продолжается в пищевод, переходящий в желудок. Собственно кишечник имеет большую длину по сравнению с рыбами и отчетливо подразделяется на тонкий отдел и толстый, открывающийся в клоаку. Печень имеет большой объем, разветвленная поджелудочная железа лежит в петле тонкого кишечника.

Ротовая полость рептилий более обособлена от глотки, у

большинства гомодонтная зубная система. Однако у некоторых, в основном вымерших форм, обнаруживается начальная дифференцировка зубов. Язык имеет иное происхождение, чем язык анамний. Он развивается из зачатка, лежащего в области 2-й и 3-й жаберных дуг. Форма и степень подвижности языка у разных видов рептилий различна. Ротовые железы развиты лучше. Среди них выделяют подъязычные, зубные и губные. У ядовитых змей задняя пара зубных желез преобразуется в ядовитую железу. Из яда змей выделен ряд биологически активных веществ, например, фактор роста нервов (см. 6.5.2). Названный фактор, а также другие вещества, которые могут быть отнесены по физиологическому действию к гормонам, обнаружены в гомологах ядовитых желез — слизистых железах млекопитающих. У рептилий появляются зачатки вторичного неба. Оно образуется боковыми складками верхней челюсти, которые доходят до середины и делят ротовую полость на верхний отдел — дыхательный и нижний — вторичную ротовую полость.

Строение глотки, пищевода и желудка не имеет существенных отличий по сравнению с амфибиями. Собственно кишечник подразделяется на тонкую и толстую кишки. На границе тонкого и толстого отдела появляется небольшой слепой вырост. Длина кишечника по сравнению с амфибиями увеличивается. Задняя кишка оканчивается клоакой.

Пищеварительный тракт млекопитающих достигает наибольшей степени дифференцировки. Он начинается предротовой полостью или преддверьем рта, расположенным между губами, щеками и челюстями. Мясистые губы, свойственные только млекопитающим, служат для захвата пищи. Ротовая полость ограничена сверху твердым небом. Кзади твердое небо продолжается в мягкое небо — двойную складку слизистой, отделяющую ротовую полость от глотки. На твердом небе имеются поперечные валики, которые способствуют перетиранию пищи. У человека при рождении также имеются такие валики, впоследствии исчезающие.

Зубы млекопитающих неодинаковы по строению и функции — гетеродонтная зубная система. Различают резцы, клыки, малые коренные (ложнокоренные) и большие коренные (истинные коренные). Соотношение зубов различного типа составляет зубную формулу. Резцы — передние зубы — имеют долотовидную форму и служат для захвата и разрезания пищи. Следующие — клыки — сохранили коническую форму, но имеют большие размеры и используются для разрывания пищи. Задние зубы приобрели сложную бугристую или складчатую поверхность и служат для перетирания пищи. Они подразделяются на малые жевательные — (премоляры) и большие жевательные (моляры). Следует отметить, что сложная структура жевательных зубов млекопитающих является результатом преобразования простых конических зубов. Общее количество зубов у млекопитающих уменьшается. У низших млекопитающих число зубов составляет 44. У более высокоорганизованных животных происходит дальнейшее сокращение числа зубов. Так, у многих приматов и человека количество зубов равно 32 $\frac{2123}{2123}$. Зубы располагаются только на челюстях в

ячейках, основание зубов суживается, образуя корень. Смена зубов только одна — молочные зубы сменяются постоянными. Эволюция зубной системы человека пошла по пути редукции ее переднего отдела, особенно клыков. Они сильно уменьшились в размере, не выступают из зубного ряда и не перекрываются. Исчезли диастемы на верхних и нижних челюстях, зубы стали в плотный ряд, зубная дуга получила округлую (параболическую) форму. Премоляры и моляры уменьшились в размерах, но усложнилось их строение. В связи с перераспределением основной нагрузки при жевании на первые моляры наблюдается постепенное уменьшение размеров моляров от первого к третьему. В связи с дифференцировкой и усложнением зубов у млекопитающих увеличилась продолжительность их функционирования.

Во время жевания нижняя челюсть человека совершает сложные вращательные движения по отношению к верхней, что стало возможным только при неперекрывающихся редуцированных клыках и комплементарно расположенных буграх жевательных зубов на верхней и нижней челюстях.

Ротовые железы у млекопитающих достигают наивысшего развития. Имеются как мелкие слюнные железы, так и крупные слюнные — подъязычная, задняя язычная, подчелюстная и околоушная. У высших млекопитающих в ротовой полости появляются крупные скопления лимфатической ткани — миндалины. В глотку открываются носоглоточные ходы, евстахиевы трубы, гортанная щель. Желудок млекопитающих хорошо обособлен от других отделов и у разных видов имеет свои специфические отличия. Общим служит разнообразие желез слизистой оболочки, участвующих в образовании желудочного сока. Собственно кишечник дифференцируется на отделы двенадцатиперстная, тонкая, толстая, слепая и прямая кишки. Слепая кишка имеет вид непарного слепого выроста, расположенного на границе толстой и тонкой кишки, достигающего у некоторых животных (травоядные, грызуны) больших размеров — от 10 до 27% всей длины кишечника. У многих видов на слепой кишке имеется вырост — червеобразный отросток, в стенке которого содержится большое количество лимфоидной ткани. Длина кишечника по сравнению с рептилиями резко увеличена.

7.13.4. Органы дыхания

У низших беспозвоночных специальные органы дыхания отсутствуют, газообмен происходит через покровы — диффузное дыхание (кишечнополостные, плоские, круглые черви). У кольчатых червей кожа богата снабжена кровеносными капиллярами, в которые поступает кислород. Диффузное дыхание встречается также у мелких моллюсков и рыб имеющих тонкий хитин и относительно большую поверхность тела. Энергетический обмен таких животных отличается малой интенсивностью. У многих беспозвоночных появляются приспособления, увеличивающие дыхательную поверхность в виде местных специализированных органов дыхания. У водных форм органы дыхания представлены жабрами, у наземных — легкими и трахеями. Впервые жабры

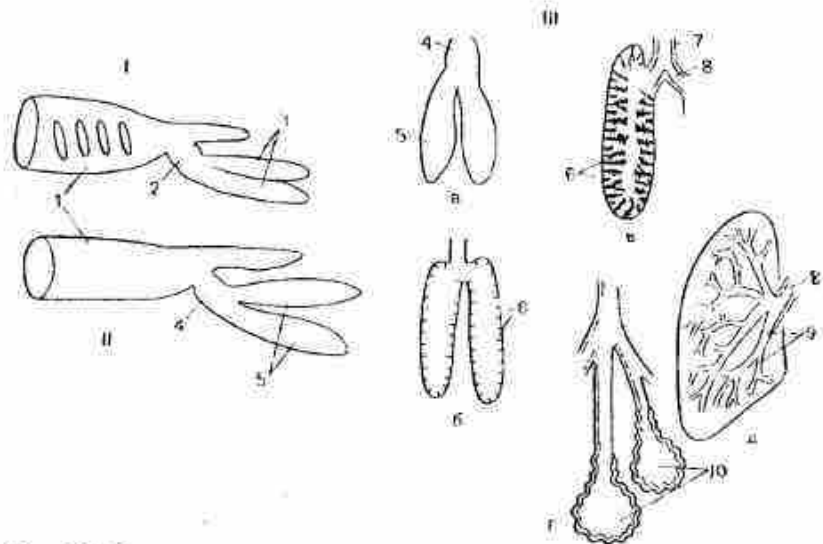


Рис. 142. Эволюция легких у позвоночных.

1 — глотка и плавательный пузырь (лестки) кистеперых рыб; II — глотка и легкие амфибий; III — легкие а — хвостатки амфибий; б — бесхвостки амфибий; в — рептилии; г, д — млекопитающие; 1 — глотка; 2 — непарная камера, соединяющая плавательный пузырь (лестки) с глоткой; 3 — мешки плавательного пузыря; 4 — гортанно-трахейная камера; 5 — легочные мешки; 6 — внутрилегочные перегородки; 7 — трахея; 8 — бронх; 9 — ветви бронхов; 10 — альвеолы.

↓ жаберные в-ла

появляются у многощетинковых кольчатых и представляют собой разрастания эпителия, пронизанные кровеносными сосудами. Многие виды одновременно сохраняют диффузное дыхание. У наземных паукообразных появляются листовидные легкие, у насекомых — трахеи.

Функцию органов дыхания у ланцетника (ланцетник) принимает на себя передняя часть кишечной трубки. В стенках глотки имеется 100—150 пар отверстий, или жаберных щелей. Органами дыхания служат межжаберные перегородки, в которых проходят кровеносные сосуды — жаберные артерии. Вода, проходя через жаберные щели, омывает названные перегородки и кислород диффундирует через стенки артерий. Поскольку жаберные артерии ланцетника не разветвляются на капилляры, общая поверхность, через которую поступает кислород, невелика, окислительные процессы идут на низком уровне. Соответственно этому ланцетник ведет малоподвижный, пассивный образ жизни.

Позвоночные характеризуются переходом к активному образу жизни. Появление таких форм в процессе эволюции связано с возникновением прогрессивных изменений в органах дыхания, обеспечивающих более высокий уровень окислительных процессов в пределах каждого класса и всей группы в целом (рис. 142).

Прогрессивные изменения органов дыхания у рыб заключаются в появлении на межжаберных перегородках многочисленных эпителиальных выростов — жаберных лепестков. Жаберные лепестки, расположенные на одной перегородке, составляют жабру. Жаберные артерии

рыб в отличие от ланцетника образуют в жаберных лепестках густую сеть капилляров. Дыхательная поверхность за счет лепестков резко увеличивается, поэтому число жаберных перегородок у рыб сокращается до четырех. Изменения дыхательной системы сочетаются у рыб с прогрессивными изменениями органов кровообращения, о чем будет сказано ниже.

Жаберные щели у рыб возникают путем выпячивания стенки глотки. Сначала образуются парные слепые выросты — жаберные мешки, растущие по направлению к периферии. Навстречу каждому из них образуется выпячивание кожных покровов. Выросты глотки и выросты кожи растут друг другу навстречу. На месте их соединения ткань прорывается и образуется щель, соединяющая полость глотки с наружной средой, т. е. жаберная щель. Позднее на перегородках образуются жаберные лепестки. У большинства рыб закладываются пять пар жаберных мешков. У кистеперых рыб появляются наряду с жабрами органы для использования атмосферного кислорода. Таким дополнительным органом дыхания у них служит плавательный пузырь, представляющий собой парный мешковидный вырост брюшной стороны глотки, стенки которого богаты кровеносными сосудами. Пузырь соединен с глоткой короткой широкой камерой. Кровоснабжение происходит за счет 4-й жаберной артерии, окисленная кровь поступает прямо в сердце.

Земноводные обладают способностью, хотя и ограниченной, жить в наземных условиях, что обусловило дальнейшее развитие органов атмосферного дыхания в виде легких и кожи. Легкие земноводных гомологичны плавательному пузырю кистеперых рыб. Они представляют собой два мешка, соединенных с глоткой небольшой гортанно-трахейной камерой. Так же, как плавательный пузырь кистеперых рыб, они снабжаются кровью от 4-й жаберной артерии. Легкие амфибий весьма примитивны. Как правило, стенки легочных мешков гладкие, с небольшими перегородками, дыхательная площадь мала. Поверхность легких относится к поверхности тела, как 2 к 3. Количество кислорода, поступающего через легкие, составляет примерно лишь 30—40% от его общего количества. Воздухоносные пути слабо дифференцированы. В связи с недостаточным развитием легких основным органом дыхания служит кожа, в которой имеется большое количество мелких кровеносных сосудов-капилляров.

У рептилий с переходом к жизни на суше происходит дальнейшее развитие дыхательной системы. Кожа рептилий исключается из дыхания, поскольку толстая роговая чешуя, защищающая рептилий от высыхания, препятствует газообмену, и легкие становятся основным органом дыхания. Дыхательная поверхность легочных мешков резко увеличивается благодаря появлению на их стенках большого количества разветвленных перегородок, в которых проходят кровеносные сосуды.

Одновременно у рептилий наблюдаются прогрессивные изменения в воздухоносных путях. В трахее формируются хрящевые кольца, разделяясь, она дает два бронха. Начинается формирование внутрилегочных бронхов. Отдельные крупные перегородки вдаются глубоко в

полость легкого, оставляя свободным лишь узкий центральный вход. Дистальные края перегородок покрыты мерцательным эпителием, а в наиболее крупных из них появляются хрящи. В результате образуются стенки внутрилегочных бронхов.

Млекопитающие обладают легкими наиболее сложного строения. Характерен древовидный тип разветвления бронхов. Основной бронх делится на довольно большое количество вторичных бронхов, те в свою очередь распадаются на еще более мелкие бронхи 3-го порядка, а последние дают многочисленные мелкие бронхи 4-го порядка и т. д., и, наконец, идут тонкостенные трубочки — бронхиолы. На концах бронхиол находятся мелкие пузырьки, выстланные эпителием, или альвеолы. Стенки каждой альвеолы оплетены густой сетью капилляров, где и происходит газообмен. Количество альвеол достигает огромного числа, благодаря чему дыхательная поверхность резко возрастает. У ряда млекопитающих поверхность легких в 50—100 раз больше поверхности тела. У человека площадь легких составляет 90 м² и превышает поверхность тела во много раз, ветвления бронхов составляют 23 порядка.

Таким образом, основное направление эволюции дыхательной системы заключается в увеличении дыхательной поверхности, обогащении воздухоносных путей.

7.13.5. Органы кровообращения

Необходимым условием жизнедеятельности организма является непрерывное поступление в ткани кислорода и субстратов, а также удаление продуктов распада.

Органы кровообращения беспозвоночных. У кишечнополостных (гидроидные), тело которых состоит всего из двух слоев, пищевые вещества, кислород и экскреты передаются путем диффузии от одного слоя к другому. У медуз в связи с мощным развитием мезоглеи функцию распределения, хотя и несовершенную, берут на себя каналы гастроваскулярной системы. У плоских червей паренхима, заполняющая промежуток между органами, не допускает перемещения веществ на большие расстояния. Это компенсируется появлением сильно разветвленной пищеварительной и выделительной систем. Однако такой механизм не может обеспечить единства внутренней среды организма. У круглых червей с появлением первичной полости тела функцию перемещения продуктов обмена по организму начинает выполнять полостная жидкость, которая, перемещаясь при движениях червя, омывает все части тела и становится посредником между ними. Однако правильной циркуляции и определенных путей передвижения продуктов обмена здесь еще нет.

Самым совершенным аппаратом распределения служит кровеносная система, появляющаяся впервые у аннелид. Очевидно, в процессе эволюции в тканях организма постепенно определялись постоянные пути циркуляции. Предполагают, что это произошло путем образования полостей в промежуточном веществе мезенхимы, принявших форму правильных каналов. Попадавшие в полость каналов клетки мезенхимы

дали начало клеточным элементам крови. С появлением сократительных элементов в стенках сосудов возникла правильная циркуляция крови, что обеспечило быстрое химическое взаимодействие разных частей организма между собой и появление общей единой среды организма. Кровеносная система аннелид замкнутая, т. е. кровь течет только внутри сосудов. Имеется спинной и брюшной сосуды, которые соединяются на концах тела и, кроме того, в каждом сегменте. Сердца нет, его роль выполняют участки спинного и циркулярных сосудов, содержащие сократительные элементы.

Кровеносная система ланцетника замкнутая, построена по тому же принципу, что и система кольчатых червей (рис. 143, а, см. на цвет. вкл.). Она представлена брюшным и спинным сосудом, соединенным анастомозами в стенках кишки и тела, и одним кругом кровообращения. Роль сердца выполняет пульсирующий сосуд — брюшная аорта. По брюшной аорте венозная кровь от органов проходит в приносящие жаберные артерии (150 пар), где окисляется. По выносящим жаберным артериям окисленная кровь поступает в парные корни спинной аорты, которые на уровне заднего конца глотки сливаются в непарный сосуд — спинную аорту. Последняя идет вдоль тела к его заднему концу, образуя многочисленные артерии, направляющиеся к органам, где кровь, отдавая кислород, превращается в венозную. Венозная кровь от передней части тела поступает в парные передние кардинальные вены, а от задней части тела — в задние кардинальные. Передняя и задняя кардинальная вены каждой стороны на уровне заднего конца глотки соединяются в проток (кувьеров), впадающий в брюшную аорту. От внутренних органов, в основном от кишечника, венозная кровь поступает в подкишечную вену, которая входит в печень под названием воротной вены печени и там разветвляется на густую сеть капилляров, образуя воротную систему печени. Затем капилляры собираются вновь в венозный сосуд — печеночную вену, по которой кровь поступает в брюшную аорту. Воротная система печени имеет важное значение для организма. Кровь, поступающая из кишечника, содержит наряду с питательными веществами токсические продукты распада, которые нейтрализуются клетками печени, т. е. печень выполняет роль барьера и препятствует интоксикации организма.

Кровеносная система позвоночных. Имеется большое сходство в строении кровеносной системы позвоночных и низших хордовых (рис. 143, б—е, см. на цвет. вкл.). Вместе с тем в пределах этой группы животных можно проследить ряд прогрессивных изменений.

Такие изменения в кровеносной системе рыб направлены на обеспечение более интенсивного метаболизма в связи с активным образом жизни. Появляется сердце, обеспечивающее большую скорость передвижения крови по сосудам. Сердце состоит из двух камер — предсердия и желудочка. От желудочка у низших рыб начинается мускулистая трубка — артериальный конус, стенки которого содержат поперечнополосатую мускулатуру и способны к пульсации. Внутри конуса находится ряд клапанов. Конус переходит в брюшную аорту. У высших рыб артериальный конус рудиментарен. Брюшная аорта в начальном отделе образует эластичное вздутие — луковицу аорты.

В сердце рыбы содержится только венозная кровь. Она поступает от органов по венам в предсердие, оттуда в желудочек и затем идет по брюшной аорте в жаберные артерии, распадающиеся на капилляры, где кровь окисляется.

У земноводных в процессе приспособления к наземным условиям существования исчезает жаберное дыхание и появляется второй (легочный) круг кровообращения. Одновременно в строении сердца и сосудов появляются изменения, направленные на разделение артериальной и венозной крови.

Сердце амфибий трехкамерное, состоит из двух предсердий и желудочка. Оба предсердия открываются в желудочек общим отверстием. Левое предсердие содержит артериальную кровь, поступающую из легких, правое — венозную, поступающую от органов большого круга кровообращения. Изливающаяся из предсердий в желудочек артериальная и венозная кровь не успевают смешиваться полностью, поэтому желудочек содержит 3 вида крови: слева — артериальную, в середине — смешанную, справа — венозную. Из желудочка выходит только один сосуд — артериальный конус, от которого отходят 3 пары сосудов: кожно-легочные артерии (ближние к сердцу), дуги аорты и сонные артерии. Каждая пара сосудов выносит из сердца определенный вид крови: кожно-легочные — венозную, дуги аорты — смешанную, сонные — артериальную. Механизм распределения крови по сосудам следующий: артериальный конус отходит от правой стороны желудочка, поэтому при сокращении последнего в него сначала поступает венозная кровь, которая направляется в ближайшую пару сосудов — кожно-легочные. Затем выходит порция смешанной крови. В это время спиральный клапан, находящийся в артериальном конусе, закрывает отверстия легочных сосудов и смешанная кровь идет в дуги аорты. Последней из желудочка выходит порция артериальной крови, которая не может пройти в легочные артерии (спиральный клапан) и дуги аорты (самая крупная по объему порция смешанной крови создает большое давление в сосудах) и направляется в сонные артерии. Дуги аорты огибают сердце: одна — слева, другая — справа, затем соединяются за сердцем в непарный сосуд — спинную аорту, несущую смешанную кровь. Она идет по спинной стороне тела, отдавая артерии к внутренним органам, затем делится на 2 подвздошные артерии, идущие к задним конечностям.

Основные венозные стволы у амфибий также меняются по сравнению с рыбами — вместо кардинальных вен появляются полые вены. Венозная кровь от задней половины тела собирается в две парные подвздошные вены, которые соединяются в непарную заднюю полую вену, впадающую в правое предсердие. Кровь от кишечника по воротной вене идет в печень, образует там воротную систему печени и выходит по печеночной вене в заднюю полую вену. Венозная кровь от передней части тела выносится по двум передним полым венам, в которые впадает артериальная кровь из кожных вен. Передние полые вены впадают в правое предсердие.

У рептилий происходит дальнейшее, более полное, разделение артериальной и венозной крови. Изменения касаются как строения

сердца, так и дифференцировки сосудов. Сердце рептилий трехкамерное, имеет два предсердия и желудочек, но отличается от сердца амфибий. Предсердия обособлены полностью, каждое открывается в желудочек собственным отверстием. В желудочке появляется неполная перегородка (выпячивание дна), разделяющая его на левую и правую половины. Поэтому у рептилий над перегородкой образуется небольшая порция смешанной крови. В момент сокращения желудочка перегородка полностью разделяет желудочек на две половины — правую и левую. У некоторых рептилий, например у крокодилов, перегородка полная. Артериальный ствол подразделен на три сосуда, каждый из которых отходит от желудочка самостоятельно. Из левой половины желудочка отходит левая дуга аорты, несущая артериальную кровь. Этот сосуд огибает сердце с правой стороны и поэтому получил название правой дуги аорты. От него отходят сосуды к голове и передним конечностям. Из середины желудочка, над перегородкой, берет начало левая дуга аорты, огибающая сердце слева и несущая смешанную кровь. Из правой половины желудочка выходит легочная артерия, несущая венозную кровь. Правая и левая дуги аорты соединяются позади сердца и образуют спинную аорту. Кровь в спинной аорте рептилий смешанная, но отличается более высоким содержанием кислорода по сравнению с амфибиями, так как одна дуга несет смешанную кровь, а другая — артериальную.

Большая насыщенность крови кислородом повышает уровень обменных процессов и обеспечивает более активный образ жизни, который характеризует высших позвоночных. Прогрессивные изменения кровеносной системы млекопитающих заключаются в появлении полной перегородки в желудочке, благодаря чему сердце становится четырехкамерным. Это приводит к полному разделению венозной и артериальной крови. Сосуд, гомологичный левой дуге аорты рептилий, выносящий смешанную кровь, у млекопитающих редуцируется. Теперь из желудочка выходят только два сосуда: из правого — легочная артерия, из левого — левая дуга аорты, которая огибает сердце с левой стороны и переходит в спинную аорту, несущую артериальную кровь. Все органы млекопитающих снабжаются артериальной кровью.

Как видно, эволюция кровеносной системы идет по пути увеличения количества камер сердца, дифференцировки сосудов, отходящих от сердца, повышения содержания кислорода в крови.

Ряд крупных артериальных сосудов человека развивается из закладок жаберных артерий. В эмбриональном периоде у всех классов позвоночных в области глотки кровеносные сосуды закладываются по одной и той же схеме. От сердца вперед отходит непарный сосуд — брюшная аорта, а от нее к жаберным перегородкам отходят 6 пар (у рыб 6—7 пар) крупных сосудов, охватывающих глотку и соединяющихся на спинной стороне в два корня спинной аорты. Эти сосуды получили название артериальных, или жаберных дуг.

У зародышей рыб первые две пары жаберных сосудов быстро исчезают, так как две первые жаберные перегородки (висцеральные дуги) включаются в состав лицевого черепа. Оставшиеся 4—5 пар артери-

альных сосудов функционируют в качестве жаберных артерий. У наземных позвоночных, так же как и у рыб, первые две пары жаберных дуг рано исчезают, а оставшиеся 4 пары в связи с переходом к атмосферному дыханию подвергаются характерным преобразованиям. Третья пара жаберных дуг у всех наземных теряет связь со следующей парой артерий и вместе с участком корня спинной аорты превращается в сонные артерии и несет кровь вперед в головной отдел (рис. 144, см. на цвет. вкл.). Сосуды четвертой пары достигают наибольшего развития и вместе с участком корня спинной аорты во взрослом состоянии становятся основными сосудами большого круга кровообращения — дугами аорты. У амфибий и рептилий оба сосуда четвертой пары развиты одинаково (симметрично). У млекопитающих происходит асимметричное развитие: развивается левая половина четвертой пары сосудов (левая дуга), а правая исчезает. Пятая пара жаберных дуг у наземных позвоночных (кроме хвостатых амфибий) редуцируется, шестая — превращается в легочные артерии и теряет связь с дугами аорты и корнями аорты. Таким образом, сонные артерии наземных позвоночных гомологичны третьей паре жаберных артерий, дуги аорты — четвертой, легочные — шестой паре жаберных артерий рыб.

Проток, соединяющий легочные артерии с дугами аорты (часть четвертой жаберной артерии), называется артериальным протоком (ductus arteriosus). Он сохраняется во взрослом состоянии у хвостатых амфибий и некоторых рептилий (черепахи).

Развитие сердца. В процессе развития сердца человека можно проследить повторение ряда этапов филогенетических преобразований. У низших позвоночных закладка сердца происходит непосредственно под глоткой. Листки брюшной брыжейки на этом участке расходятся и между ними и кишкой (энтодермой) появляется скопление мезодермальных клеток. Сначала они образуют пластинку, затем — трубчатую структуру, стенки которой состоят из одного слоя клеток. Это будущий эндокард. Стенки целома, прилежащие к трубке, утолщаются за счет превращения мезенхимных элементов в мышечные и дают начало миокарду. Часть стенки целомиической полости обособляется и образует околосердечную сумку, а ее стенки преобразуются в перикард.

У высших позвоночных и человека сердце развивается из парных закладок, первоначально далеко отстоящих друг от друга. Сначала обособляются правая и левая перикардиальные полости, в каждой из них образуется эндокардиальная трубка. Энтодерма в это время незамкнута, она распластана на поверхности желтка. По мере того как энтодерма смыкается, обе закладки сердца сближаются, перемещаясь под кишку, и сходятся, образуя единую трубку, расположенную посередине. Продолжение трубки вперед и назад дает начало крупным сосудам (рис. 145). Сначала сердце позвоночных имеет вид прямой трубки. На переднем и заднем концах трубка фиксирована связанными с ней сосудами, а ее средняя часть свободно лежит в перикардиальной полости. Затем трубка начинает быстро расти, причем различные ее участки растут с неодинаковой быстротой. В результате образуются изгибы и сердце принимает S-образную форму. После этого задняя часть трубки смещается на спинную сторону и вперед, образуя

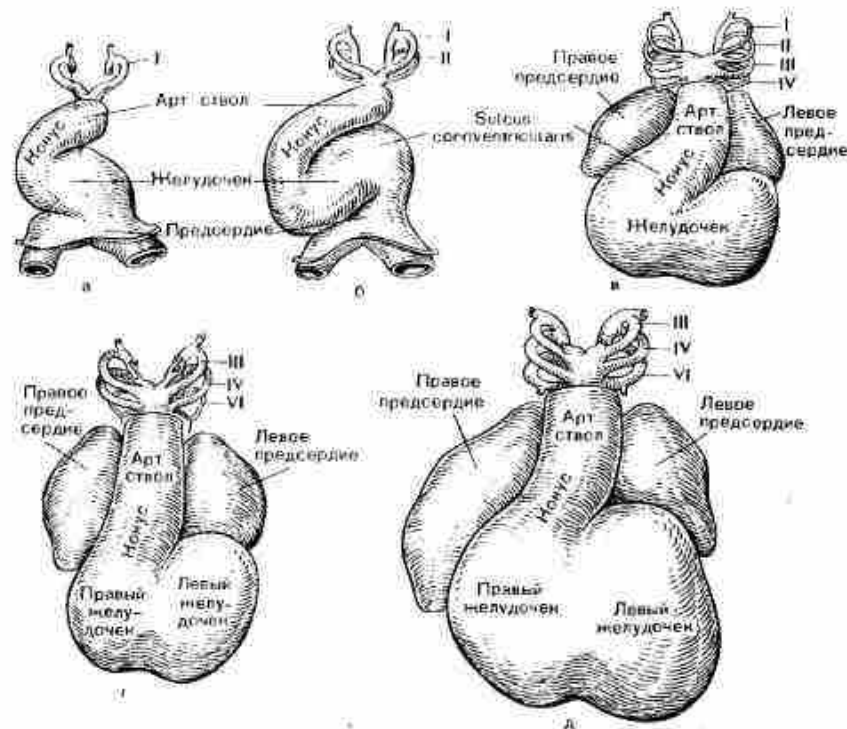


Рис. 145. Развитие сердца у эмбриона человека. Изгибание сердечной трубки и образование отделов в сердце (вид спереди).
Длина эмбриона: а — 2,0 мм; б — 3 мм; в — 5,2 мм; г — 6 мм; д — 8,8 мм (I—VI — жаберные артерии).

предсердие. Стенки этой части трубки остаются тонкими. Передняя часть не подвергается смещению, стенки ее утолщаются и она дает начало желудочку. К предсердию примыкает тонкостенный венозный синус. У хрящевых рыб передняя часть желудочка преобразуется в мускульную трубу — артериальный конус. У костных рыб он рудиментарен. Внутри конуса закладываются многочисленные клапаны, играющие важную роль в процессе кровообращения.

У рыб одно предсердие. У амфибий оно разделяется перегородкой на две половины, но оба предсердия открываются в желудочек общим отверстием. У рептилий каждое предсердие имеет самостоятельное отверстие. Полость желудочка у рыб остается общей, у амфибий на внутренней поверхности появляются мышечные выросты (трабекулы), образующие мелкие пристеночные камеры. У рептилий образуется неполная перегородка за счет выроста, растущего снизу вверх. У птиц, млекопитающих и человека желудочек разделяется полностью на две половины. У человека, обособляющееся в процессе эмбриогенеза предсердие, отделено от желудочка перехватом, внутри которого находится атриовентрикулярный канал, сообщающий полости предсер-

дия и желудочка. Затем внутри предсердия от его краниальной части вниз начинает расти перегородка, разделяющая его полость на две половины.

Одновременно в стенках атриовентрикулярного канала с дорсальной и вентральной сторон образуются утолщения (атриовентрикулярные подушки), начинающие расти навстречу друг другу. Соединившись, они разделяют общее атриовентрикулярное отверстие на два — правое и левое. Каждое из них открывается в соответствующую камеру предсердия. Позднее в каждом атриовентрикулярном отверстии формируются клапаны. Межжелудочковая перегородка представляет собой сложную структуру, формирующуюся за счет разных источников. Верхняя часть перегородки возникает за счет клеток атриовентрикулярных подушек, дающих вырост вниз в полость желудочка, нижняя за счет гребнеобразного выпячивания дна желудочка. В образовании средней части принимает участие перегородка общего артериального ствола. Общий артериальный ствол отходит от желудочка, затем в нем формируется перегородка, подразделяющая его на два сосуда — аорту и легочный ствол. Перегородка возникает в виде растущих вниз двух продольных валиков на диаметрально противоположных сторонах трубки. Посередине просвета валики соединяются и делят ствол на два сосуда. Образовавшаяся перегородка спиралеобразно изгибается, ее проксимальный отдел повернут по отношению к дистальному на 180°. Часть этой перегородки принимает участие в образовании средней части межжелудочковой перегородки. В месте соединения трех закладок перегородки образуется перепончатая часть. Отклонения в развитии межжелудочковой перегородки являются наиболее частой причиной различных врожденных пороков сердца.

Наиболее часто встречающиеся аномалии развития сердца у человека: дефекты межпредсердной и межжелудочковой перегородок, транспозиция сосудов.

Дефекты межпредсердной перегородки чаще встречаются в области овального отверстия или внизу, где не произошло ее сращения с атриовентрикулярным кольцом. Дефекты межжелудочковой перегородки чаще отмечаются в области сращения ее трех зачатков — перепончатой части. Обычно они сочетаются с нарушением процесса разделения артериального ствола, хотя могут возникать и изолированно.

Транспозиция сосудов заключается в неправильном отхождении аорты (от правого желудочка) и легочного ствола (от левого желудочка). Причиной транспозиции служит неправильное формирование артериального конуса и дефекты перегородки, разделяющей артериальный ствол и участвующей в образовании межжелудочковой перегородки. Если складка артериального ствола разделяет его неравномерно, образуется сужение аортального или легочного сосуда. Иногда ствол остается неразделенным.

Из сосудистых нарушений наибольшее значение имеют отклонения в развитии аорты и крупных сосудов, являющихся производными жаберных дуг. В процессе эмбрионального развития у человека в норме только некоторые фрагменты жаберных дуг и корней аорты идут на

образование магистральных сосудов и их ветвей, а остальные части подвергаются редукции. Однако в ряде случаев редукции соответствующих участков не происходит, и тогда формируется та или иная аномалия развития. С другой стороны, возможно исчезновение обычно сохраняющихся отделов, что также будет служить причиной врожденного дефекта.

Если у эмбрионов человека не происходит редукции правой артерии четвертой жаберной дуги и корня аорты справа, то вместо одной (левой) дуги аорты развиваются две дуги аорты. Одна из них, выходя из сердца, охватывает пищевод и трахею справа, а другая — слева, после чего они соединяются в непарную спинную аорту. В результате трахея и пищевод оказываются в кольце (отсюда этот порок развития получил название «аортальное кольцо»), которое с возрастом постепенно сжимается. Это приводит к нарушению глотания и требует хирургического вмешательства.

Довольно часто (от 6 до 22% случаев по секционному материалу различных авторов) у взрослых встречается открытый артериальный (боталлов) проток. Артериальный проток функционирует во время внутриутробной жизни, направляя кровь из легких (спавшихся) в аорту. После рождения в норме он зарастает в пределах 10 нед. Если проток сохраняется во взрослом состоянии, у больного повышается давление в малом кругу, развивается застой крови в легких, что приводит к сердечной недостаточности.

Серьезной аномалией является развитие в качестве главного сосуда правой артерии четвертой жаберной дуги и правого корня спинной аорты вместо левых. В этом случае дуга аорты берет начало из левого желудочка, но поворачивает вправо. При этом возможно нарушение функции соседних органов.

7.13.6. Нервная система

Нервная система беспозвоночных. Нервные клетки кишечнополостных соединены между собой в единую сеть («диффузная» нервная система). В процессе последующей эволюции происходит концентрация нервных клеток и образование нервных центров, форма которых может быть разнообразной. У плоских червей, в связи с дифференцировкой переднего и заднего конца тела, происходит концентрация нервных клеток и образование нервного центра в виде «головного ганглия» или «головного нервного кольца». От них отходят вдоль тела нервные стволы, состоящие из нервных волокон и клеток. У кольчатых червей нервная система состоит из «брюшного головного ганглия» и брюшной нервной цепочки, представленной двумя нервными стволами, идущими по брюшной стороне и образующими в каждом сегменте по нервному узлу. Каждая пара узлов соединена между собой поперечными связями («лестничный тип нервной системы»). У многихannelid продольные стволы брюшной нервной цепочки сближаются между собой, образуя непарную структуру. У «двустолонных» нервная система в принципе не отличается от таковой кольчатых червей. Характерно слияние узлов нервной цепочки между собой.

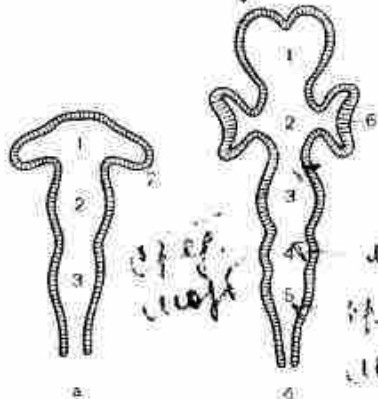


Рис. 146. Головной мозг позвоночных.

а — стадии трех пузырей (с глазными пузырями); б — стадии пяти отделов (с глазными пузырями); 1 — передний мозг; 2 — промежуточный мозг; 3 — средний мозг; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг; 6 — глазной пузырек; 7 — глазной пузырек.

невроцелем. Затем начинается период дифференцировки нервной трубки на головной и спинной мозг, когда прямая до сих пор трубка образует ряд вздутий, изгибов и дает утолщения стенки в определенных местах. Формирование головного мозга у всех позвоночных начинается с образования на переднем конце трубки трех вздутий, или мозговых пузырей. Первый из них носит название переднего (prosencephalon), второй — среднего (mesencephalon) и третий — заднего мозгового пузыря (rhombencephalon). После стадии трех мозговых пузырей следует стадия пяти мозговых пузырей. Они дают начало дефинитивным отделам мозга. Передний мозговой пузырь делится поперечной перегородкой на два отдела. Первый из них (передний) образует передний отдел головного мозга (telencephalon), который у большинства позвоночных образует так называемые полушария большого мозга. Из задней части переднего мозгового пузыря развивается промежуточный мозг (diacephalon). Средний мозговой пузырь не делится и целиком преобразуется в средний мозг (mesencephalon). Задний мозговой пузырь также подразделяется на два отдела: в передней части он образует задний мозг, или мозжечок (metencephalon), а из заднего отдела формируется продолговатый мозг (medulla oblongata), который без резкой границы переходит в спинной мозг (рис. 146).

Таким образом, у всех классов позвоночных головной мозг состоит из пяти основных отделов: переднего, промежуточного, среднего, заднего и продолговатого, расположенных в одной и той же последовательности.

Степень развития отделов у различных классов не одинакова. В процессе образования пяти пузырей невроцель образует ряд расширений, которые носят названия желудочков мозга. Желудочки соответ-

В переднем отделе слияние ганглиев приводит к значительному укрупнению и усложнению строения головного ганглия (головного мозга).

У хордовых возникает принципиально новый тип нервной системы в виде нервной трубки. У позвоночных ее передний конец прогрессивно развивается и превращается в головной мозг.

Головной мозг позвоночных.

Гомология нервной системы позвоночных нервной системы низших хордовых проявляется уже при закладке отделов головного мозга в эмбриональном периоде. У всех классов позвоночных закладка нервной системы последовательно проходит стадии нервной пластинки, желоба и нервной трубки с полостью —

ствуют отделам мозга и сообщаются между собой и со спинномозговым каналом.

В каждом отделе мозга различают крышу, или мантию (pallium), и дно, или основание. Крышу составляют части мозга, лежащие над желудочками, дно (основание) лежит под желудочками.

Вещество мозга неоднородно. Скопления нервных клеток имеют более темную окраску — серое вещество, скопление отростков нервных клеток более светлую — белое вещество. Слой серого вещества (нервных клеток) на поверхности крыши любого отдела мозга носит название коры (cortex).

Большую роль в эволюции нервной системы играет развитие органов чувств. Раздражения, поступающие от них, служат фактором, стимулирующим прогрессивные изменения нервной системы. Эта связь обусловлена филогенетически. Важнейшие органы чувств развиваются непосредственно из стенок нервной трубки. Концентрация органов чувств на переднем конце тела обусловила прогрессивное развитие в процессе эволюции именно головного отдела нервной трубки. Основное значение в развитии центральной нервной системы, в частности головного мозга, отводят группе дистантных рецепторов (органы зрения, слуха, обоняния). Полагают, что передний мозговой пузырь сформировался под влиянием обонятельного, средний — зрительного и задний — слухового рецепторов.

Рассмотрим строение головного мозга у представителей различных классов позвоночных.

Головной мозг рыб имеет примитивное строение, что выражается в незначительном объеме мозга и слабом развитии его переднего отдела.

Передний мозг по сравнению с другими отделами мал и не разделен на полушария. Желудочек мозга представляет собой одну общую полость. Крыша переднего мозга тонкая, у костистых рыб она не содержит нервной ткани и состоит только из эпителия. Основную массу переднего мозга составляет дно, где нервные клетки образуют два скопления, получивших название полосатых тел (corpora striata). От переднего мозга вперед отходят небольшие обонятельные доли. По существу передний мозг рыб связан только с органом обоняния и служит обонятельным рецептором.

За передним мозгом следует промежуточный, который прикрыт сверху передним и средним мозгом. От крыши промежуточного мозга отходит вырост — верхняя мозговая железа (эпифиз), от дна — воронка с прилежащим к ней гипофизом и зрительные нервы, образующие перекрест. Нижняя часть промежуточного мозга — гипоталамус — содержит нейросекреторные клетки и тесно связана с эндокринной системой.

Средний мозг представляет собой наиболее сильно развитый отдел мозга рыб. Он состоит из двух полушарий (зрительных долей), покрытых корой, и служит зрительным центром. Орган зрения у рыб играет ведущую роль при поисках пищи, поэтому величина среднего мозга достигает значительных размеров. Кроме того, средний мозг представляет собой ведущий интегрирующий отдел головного мозга,

поскольку именно сюда поступает информация от всех органов чувств, осуществляется ее анализ и вырабатываются ответные реакции. По принятой классификации такой тип мозга, где ведущими являются задние отделы, носит название ихтиоэнцефального.

Мозжечок, который у всех позвоночных осуществляет координацию (согласование) движений, у рыб развит слабо, поскольку движения их отличаются большой сложностью. Продолговатый мозг содержит центры дыхания и кровообращения.

Прогрессивные изменения у амфибий выражаются в увеличении общего объема головного мозга и дальнейшем развитии его переднего отдела, что связано с адаптацией к условиям наземной среды.

Передний мозг амфибий по сравнению с рыбами значительно увеличивается. Одновременно происходит разделение его на два полушария, в связи с чем общая полость желудочка также подразделяется на два боковых желудочка. Крыша переднего мозга состоит из нервной ткани. Поверхностное положение занимают нервные волокна (белое вещество), в глубине, выстилая полость желудочка, лежит слой нервных клеток. В основании переднего мозга лежат полосатые тела. Как и у рыб, передний мозг амфибий выполняет функции обонятельного центра. Промежуточный мозг хорошо виден сверху, так как меньше прикрыт средним мозгом. Крыша его образует придаток — эпифиз, а дно — часть гипофиза. Средний мозг еще сохраняет крупные размеры, но несколько уменьшен в объеме по сравнению с тем же отделом рыб. Как и у рыб, средний мозг может быть признан ведущим интегрирующим отделом центральной нервной системы, сохраняя при этом значение зрительного центра. Таким образом, амфибии имеют ихтиоэнцефальный тип мозга. Мозжечок развит слабо и имеет вид небольшого поперечного валика у переднего края продолговатого мозга. Слабое развитие мозжечка соответствует простым движениям амфибий, не требующим сложной координации (лягушка передвигается путем однообразных движений — прыжков, большинство же амфибий ведет малоподвижный образ жизни).

Рептилии являются первыми истинно наземными позвоночными, поэтому условия их обитания по сравнению с водной средой характеризуются большим разнообразием и непостоянством действующих факторов. Резкие и быстрые колебания температуры, влажности, соотношения химических агентов, разнообразие звуковых и зрительных раздражителей вызывают у наземных форм прогрессивное развитие органов чувств и головного мозга.

Передний мозг становится наиболее крупным отделом по сравнению с остальными. Кпереди от него отходят хорошо развитые обонятельные доли. Увеличение переднего мозга происходит в основном за счет развития полосатых тел, т. е. дна. Крыша остается тонкой. На поверхности крыши впервые в процессе эволюции появляется кора, которая еще не покрывает всей поверхности полушарий, а образует только два островка — на медиальной и латеральной сторонах каждого полушария. Функциональное значение имеет только ее медиальный участок, представляющий собой высший обонятельный центр. В целом кора переднего мозга имеет примитивное строение и получила название

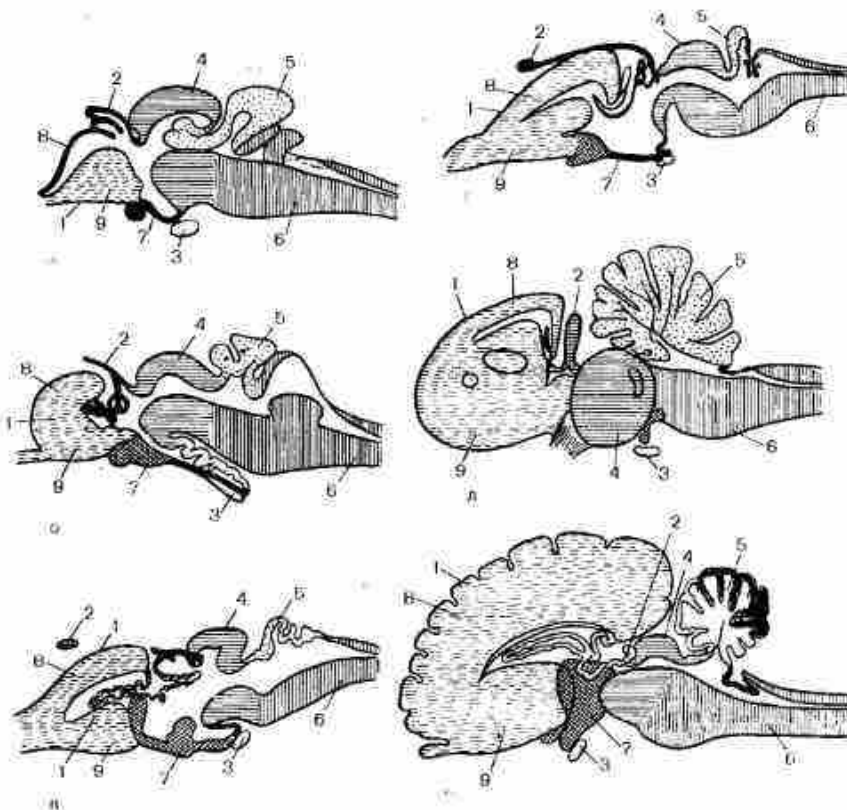


Рис. 148. Головной мозг позвоночных (продольный срез).

а — костистая рыба; б — электрический скат; в — лягушка; г — рептилия; д — птица; е — млекопитающее.
1 — передний мозг; 2 — эпифиз; 3 — гипофиз; 4 — средний мозг; 5 — мозжечок; 6 — продолговатый мозг;
7 — промежуточный мозг; 8 — мантия (крыша); 9 — полосатые тела.

древней, или archicortex. Полосатые тела переднего мозга сильно развиты и принимают на себя функцию интегрирующего центра нервной деятельности. Таким образом, передний мозг становится ведущим отделом центральной нервной системы. Подобный тип мозга получил название зауропсидного (стриарного).

Средний мозг терять свое значение ведущего отдела, одновременно уменьшается его значение как зрительного центра, в связи с чем размеры его сокращаются (рис. 147, см. на цвет. вкл., 148). Мозжечок развит значительно лучше, чем у амфибий. Головной мозг млекопитающих, так же как и мозг птиц, отличается значительным, непропорциональным развитием полушарий переднего мозга. Но увеличение размеров у млекопитающих происходит не за счет дна, как у птиц, а за счет крыши, которая достигает мощного развития. На всей поверхности крыши появляется кора, которая развивается за счет клеток латерального островка древней коры рептилий. Последний,

разрастаясь по всей поверхности полушарий, оттесняет медиальный участок к перемычке между полушариями, где он сохраняется под названием гиппокампа и выполняет функцию высшего центра обоняния.

Возникшая кора, в отличие от древней коры рептилий, получила название новой коры, или неокортекс. По строению новая кора представляет собой сложную структуру, состоящую из многих слоев нервных клеток различного типа. У низших млекопитающих поверхность коры гладкая, у высших она образует многочисленные извилины, резко увеличивающие ее поверхность. Количество нервных клеток в коре человека исчисляется в миллиардах. Вместе с развитием коры развивается сложная система волокон, соединяющих правое и левое полушария (комиссура), а также ассоциативные волокна между различными отделами мозга. Кора приобретает значение интегрирующего отдела головного мозга, в ней находятся высшие чувствительные (зрения, слуха, осязания) и двигательные центры, а также центры, связанные с высшей нервной (психической) деятельностью.

Тип мозга, где высшие центры нервной деятельности расположены в крыше переднего мозга, получил название млекопитающего. Это наиболее прогрессивная ступень эволюции нервной системы.

Промежуточный мозг прикрыт сверху передним и имеет характерные для всех нижеперечисленных классов придатки в виде эпифиза и гипофиза. Средний мозг резко уменьшен в размерах. Его крыша, в отличие от предыдущих классов, кроме продольной борозды, имеет еще и поперечную, поэтому вместо двух полушарий (зрительные доли) образуются четыре бугра (четверохолмие). Передние бугры связаны со зрительными рецепторами, а задние — со слуховыми. Мозжечок прогрессивно развивается, что выражается в резком увеличении размеров органа и его сложной внешней и внутренней структуре.

В продолговатом мозгу по бокам обособляются пучки нервных волокон, идущих к мозжечку, а на нижней поверхности — продольные валики, получившие название пирамид.

У человека происходит дальнейшее развитие коры, что привело к появлению новой высшей формы нервной деятельности — абстрактному мышлению. Таким образом, материальный субстрат сложной психической деятельности возник в результате постепенных преобразований в процессе эволюции нервных структур, обладавших первоначально лишь простой формой раздражимости. В последнее время выявлена качественная особенность мозга млекопитающих и человека — функциональная асимметрия. Оказалось, что левое и правое полушария неравнозначны по своим функциям. Правое отвечает за образное мышление, левое — за абстрактное. В левом полушарии находятся центры письменной и устной речи.

7.13.7. Органы чувств

Органы чувств можно разделить на две группы — контактные и дистантные. К контактным относятся органы вкуса и осязания, сигнализирующие о раздражителе при непосредственном контакте с

ним. Дистантные рецепторы, в отличие от контактных, получают сигнал от раздражителя, находящегося на расстоянии. Дистантным рецепторам принадлежит главная роль во взаимодействии организма со средой, поскольку они получают большее количество раздражений, более разнообразных по своей природе. Поэтому мы ограничимся рассмотрением филогенеза этой группы органов чувств.

Органы обоняния. По отношению к беспозвоночным правильнее говорить об органах химического чувства, а не органах обоняния, так как они воспринимают раздражения как от жидких, так и от газообразных веществ.

У кишечнополостных, большинства червей и моллюсков химически возбудимые клетки рассеяны по всему телу. У червей, кроме того, нередко встречаются обонятельные ямки или специализированные органы — антенны, пальпы и др. У членистоногих хеморецепторы представлены обонятельными сенсиллами.

У рыб органы обоняния имеют вид пары слепых мешков на спинной стороне головы, выстланных мерцательным эпителием. Наружные отверстия — ноздри — соединяют полость этих мешков с внешней средой.

У амфибий обонятельные каналы соединены не только с внешней средой, но и с ротоглоточной полостью (хоаны или внутренние ноздри). Начинается дифференцировка носовой полости на обонятельный и дыхательный отделы, появляется носослезный канал и железы.

У рептилий имеются обонятельные ходы с ноздрями и хоанами. Средний отдел хода уже довольно четко подразделяется на верхний — собственно обонятельный отдел и нижний — дыхательный. Появляется обонятельная раковина. С появлением вторичного неба хоаны отделяются вместе с верхней частью ротовой полости, образуя носоглоточный ход. Отверстия хоан благодаря развитию вторичного неба смещаются назад, ближе к глотке или гортани, что обеспечивает возможность свободного дыхания во время нахождения во рту пищи. Считают, что такое разделение дыхательных и пищевых путей явилось предпосылкой для процесса пережевывания пищи у млекопитающих. Выстилка носовой полости приобретает характер слизистой, увлажняется секретом слизистых бокаловидных клеток.

У млекопитающих прогрессивные преобразования выражаются в увеличении объема обонятельной полости и появлении системы обонятельных раковин, число которых колеблется от 5—8 до 2 (у человека 3). Развивается мясистый наружный нос, поддерживаемый носовыми костями и хрящами.

Органы зрения. Восприятие светового раздражения свойственно организмам различного уровня.

Низшие беспозвоночные не имеют истинного зрения, т. е. не могут воспринимать внешний вид объектов, но способны различать свет и темноту. Считают, что зрительной информации принадлежит главная роль в эволюции животного мира. Очевидно, этим можно объяснить появление уже у беспозвоночных, в частности низших кишечнополостных, а также аннелид и моллюсков, наряду с примитивными

органами светоощущения (глазные пятна, ямки) сложно устроенных глаз, содержащих роговицу, хрусталик, сетчатку.

Глазные пятна — группа чувствительных и пигментных клеток, расположенных на наружных покровах. Если чувствительные клетки образуют углубление, возникает глазная ямка. С превращением ямки в замкнутый глазной пузырек его передняя часть и прилежащий участок покровов приобретают прозрачность (роговица). Прозрачный участок пузырька может утолщаться, приобретать выпуклую форму, превращаясь в хрусталик. Внутренность глазного пузырька преобразуется в бесструктурное стекловидное тело. Дно и боковые стенки выстланы чувствительными и пигментными клетками (сетчатка). Считают, однако, что, несмотря на сложное строение органа, кишечнополостные обладают только светоощущением.

У низших хордовых (ланцетник) органом светоощущения являются особые глазки (Гессе), расположенные в нервной трубке. Они представляют собой светочувствительные клетки, сходные с таковыми ресничных червей.

Парные глаза позвоночных имеют большое сходство со сложно устроенными глазами беспозвоночных (сетчатка, хрусталик, стекловидное тело), но не гомологичны им. Органы зрения беспозвоночных образуются за счет впячивания наружного покрова, а глаза позвоночных — за счет выпячивания стенок нервной трубки. Кроме того, хрусталик позвоночных развивается за счет покровов, а не из передней стенки глазного пузырька. Закладка в эмбриогенезе органов зрения у всех позвоночных происходит однотипно.

У рыб роговица плоская, а хрусталик имеет шаровидную форму. Круговые мышцы зрачка и хрусталика отсутствуют. Аккомодация (изменение фокусного расстояния) происходит за счет перемещения хрусталика к передней камере или от нее с помощью отростка сосудистой оболочки, приращенного к задней стенке хрусталика. Веки отсутствуют.

У амфибий роговица становится выпуклой, а хрусталик приобретает форму двояковыпуклой линзы, что увеличивает дальность зрения. В воде роговица уплощается. Появляются веки (верхнее и нижнее) и мигательная перепонка (третье веко) в переднем углу глаза, предохраняющие глаз от высыхания и загрязнения. Появляется круговая мышца зрачка и хрусталика, но аккомодация чаще осуществляется, как у рыб.

У рептилий изменяется механизм аккомодации, она осуществляется за счет сокращения ресничной мышцы, окружающей хрусталик. Последняя располагается позади хрусталика, при ее сокращении он перемещается вперед, кривизна меняется мало.

У млекопитающих зрение играет относительно менее важную роль. Аккомодация происходит за счет изменения кривизны хрусталика, появляются слезные железы, ресницы.

Органы слуха. У большинства беспозвоночных и позвоночных восприятие звуковых раздражений и восприятия положения тела в пространстве совмещаются в одном органе.

У беспозвоночных органы этого типа обычно служат органами

равновесия. Они представляют собой ямки или пузырьки, выстланные чувствующими клетками, в полости которых находятся «слуховые» камешки, или статолиты. В зависимости от положения тела статолиты давят на соответствующий участок стенки, что позволяет животному ориентировать свое тело в пространстве.

У насекомых имеются и специальные органы, воспринимающие звуковые колебания в виде так называемых хордотональных органов.

У позвоночных орган слуха также является одновременно и органом равновесия, причем в процессе эволюции собственно орган слуха развивается позднее.

У круглоротых и рыб орган слуха представлен только внутренним ухом.

В процессе эмбриогенеза внутреннее ухо развивается за счет утолщения эктодермы в задней части головы. Сначала образуется парное впячивание, затем — замкнутый пузырек, который подразделяется на два отдела — верхний и нижний. Из верхнего формируются полукруглые каналы, лежащие во взаимно перпендикулярных плоскостях, и овальный мешок. Из нижнего отдела пузырька развивается круглый мешочек с небольшим выростом — будущая улитка.

Совокупность каналов и мешочков образует перепончатый лабиринт внутреннего уха, стенки которого состоят из эпителия. Внутри его находится жидкость — эндолимфа. В ней взвешено множество мелких кристаллов извести (отолиты). В некоторых местах лабиринта расположены скопления чувствительных, снабженных волосками клеток — слуховые пятна. При давлении отолитов на те или иные клетки раздражение передается в мозг и животное воспринимает свое положение в пространстве. Перепончатый лабиринт свободно взвешен в полости внутри слуховой капсулы (хрящевой или костной). Стенки полости повторяют контуры перепончатого лабиринта. Внутри полости также находится жидкость — перилимфа.

У круглоротых имеется только два или даже один полукружный канал. У рыб появляются три полукружных канала. Отдел гомологичный улитке, у большинства рыб имеет вид небольшого слепого выроста круглого мешочка, в котором обособляется слуховой сосочек от слухового пятна. К нему подходит отдельная обособившаяся ветвь слухового нерва. Рыбы воспринимают звук с частотой 30—12 кГц.

У амфибий в связи с переходом к наземному образу жизни, кроме внутреннего, появляется среднее ухо. Оно играет роль добавочного аппарата для улавливания звуковых волн в воздушной среде, где проводимость ниже, чем в водной, и передачи их внутреннему уху. Среднее ухо развивается из остатка первой жаберной щели, зарастающей снизу. Оставшаяся в верхней части полость располагается позади глаз, вплотную примыкает к слуховой капсуле и сохраняет связь с глоткой. С выходом амфибий на сушу она превращается в воздухоносную барабанную полость, которая граничит с внутренним ухом с одной стороны и наружными покровами — с другой. На одном из участков покровов истончается и переходит в упругую барабанную перепонку. В полости расположена одна слуховая косточка (гюмандибулярный хрящ), упирающаяся одним концом в барабанную перепонку,

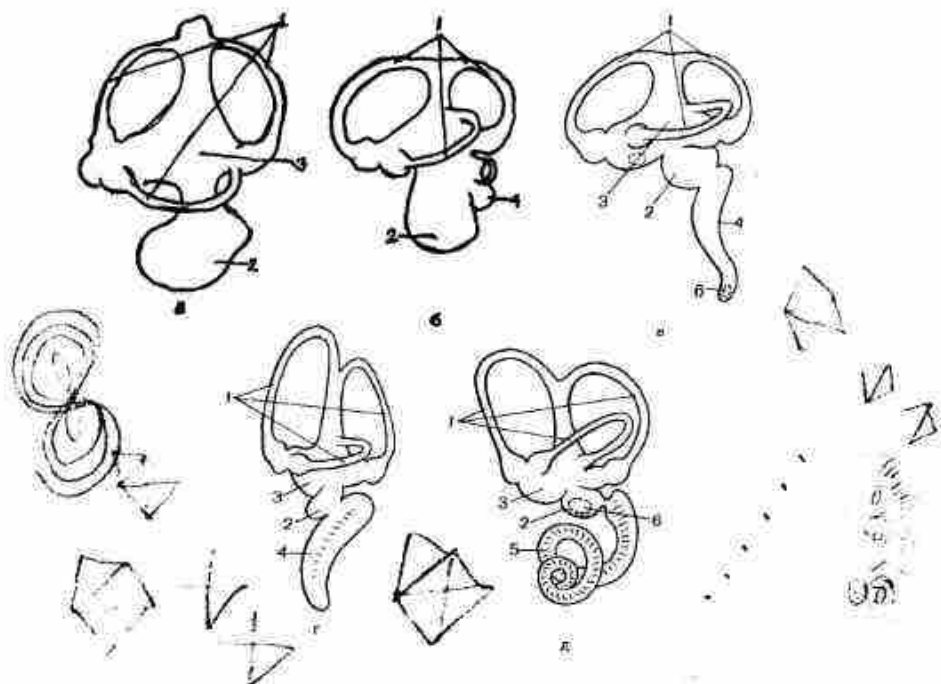


Рис. 149. Эволюция слухового аппарата у позвоночных. Левое внутреннее ухо: а — костяная рыба; б — амфибии; в — рептилии; г — птицы; д — млекопитающее; 1 — полу-круглые каналы; 2 — круглый мешочек; 3 — овальный мешочек; 4 — выступ круглого мешочка (зачаток улитки); 5 — канал улитки; 6 — слуховое пятно круглого мешочка.

а другим в слуховую капсулу, стенка которой в этом месте становится перепончатой — овальное окно. Колебания барабанной перепонки усиливают звуковые колебания и передают их на внутреннее ухо. Во внутреннем ухе у амфибий прогрессивно развивается зачаток улитки. Вырост удлиняется.

У рептилий во внутреннем ухе слепой вырост круглого мешочка еще больше увеличивается в длину и начинает изгибаться в канал улитки. Внутри канала начинают формироваться части воспринимающего аппарата.

Строение среднего уха в принципе не меняется. На границе с внутренним ухом в задней стенке появляется, кроме овального, второе перепончатое окно — круглое, что уменьшает несжимаемость перилимфы и совершенствует передачу звуковых колебаний. Барабанная перепонка расположена несколько ниже общего уровня кожных покровов, образуя зачаток наружного слухового прохода. У млекопитающих орган слуха состоит из трех отделов: внутреннего, среднего и наружного. Внутреннее ухо достигает наивысшего развития. Канал улитки сильно удлиняется и изгибается спирально. Основной слуховой сосочек преобразуется в спиральный орган. Таким образом, у наземных позвоночных прогрессивно развивается слуховой аппарат, в то время как строение органа равновесия остается на том же уровне.

В среднем ухе усложняется передаточный аппарат — появляются 3 косточки — молоточек, стремечко и наковальня. В результате звуковые колебания в процессе передачи усиливаются примерно в 16 раз (рис. 149).

Кроме того, у млекопитающих формируется наружное ухо: наружный слуховой проход и наружная слуховая раковина. Последняя, перемещаясь с помощью специальной мускулатуры, концентрирует звуковые волны и направляет их в слуховой проход.

7.13.8. Мочеполовая система

Органы выделения беспозвоночных. У кишечнополостных, тело которых состоит всего из 2 слоев, продукты диссимиляции удаляются во внешнюю среду диффузно.

У плоских червей появляется выделительная система в виде протонефридиев (см. 17.1). У круглых червей наряду с измененными протонефридиями существуют гигантские кожные клетки.

Кольчатые черви имеют сегментарную выделительную систему в виде метанефридиев. В каждом сегменте расположена пара метанефридиев. Каждый состоит из воронки, открывающейся в целом и отходящего от нее выделительного канальца и выделительной поры.

Органы выделения членистоногих представлены видоизмененными метанефридиями, особыми (мальпигиевыми) сосудами (см. главу 18) и жировым телом.

Органы выделения позвоночных. Органом выделения позвоночных служат почки. По своему внешнему виду почки (парный компактный орган) отличаются от нефридиев беспозвоночных и низших хордовых, но по строению во многом сходны с ними. Основной структурной единицей почек, так же как и нефридиев, является воронка, открывающаяся в полость тела, с отходящим от нее выделительным канальцем. Все выделительные канальцы впадают в один общий выводной проток — мочеточник, в то время как каждый каналец нефридия имеет самостоятельное отверстие. Первоначально воронки с канальцами закладываются метамерно, однако позднее в филогенезе метамерность утрачивается.

У низших позвоночных в эмбриогенезе последовательно закладываются органы выделительной системы сначала в головном отделе (предпочка), затем в туловищном (первичная почка). У высших позвоночных, кроме этих двух, образуется еще третья закладка в тазовом отделе (вторичная почка). Более ранние закладки после появления последующих редуцируются (субституция).

Подобная смена органов выделения в онтогенезе отражает этапы филогенеза и позволяет проследить пути эволюции выделительной системы.

Предпочка или головная почка (pronephros) имеет наиболее примитивное строение. Она закладывается у всех позвоночных на ранних стадиях эмбрионального развития в головном конце тела и состоит всего из 6—12 нефронов, представляющих собой структурно-функциональные единицы органа выделения. Нефрон предпочки

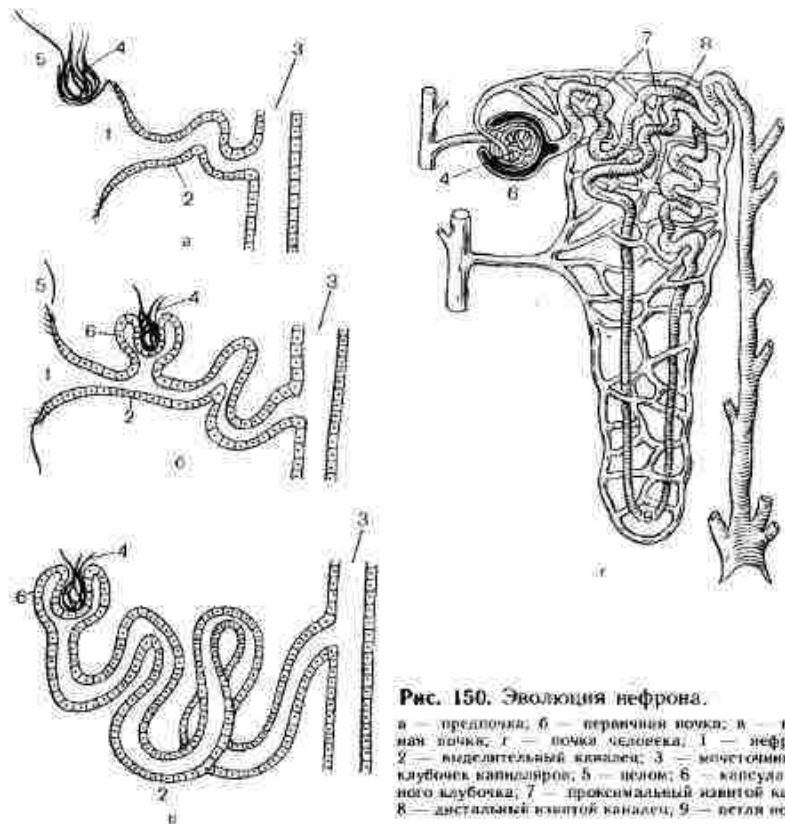


Рис. 150. Эволюция нефрона.

а — предпочка; б — первичная почка; в — вторичная почка; г — почка человека; 1 — нефростом; 2 — выделительный каналец; 3 — мочеточник; 4 — клубочек капилляров; 5 — целом; 6 — капсула почечного клубочка; 7 — проксимальный извитой каналец; 8 — дистальный извитой каналец; 9 — петля нефрона.

начинается воронкой (нефростом) с ресничками, открывающейся в целом, а короткий и прямой выделительный каналец, отходящий от воронки, открывается в общий для них всех мочеточник, который растет вдоль позвоночника и открывается в клоаку. Рядом с воронкой, за брюшиной, развивается несколько сосудистых клубочков. Продукты диссимиляции из клубочков поступают в целомическую жидкость, а затем, смешиваясь с ней, попадают в нефростомы, каналцы и мочеточник. Несовершенство предпочки заключается в отсутствии прямой связи между кровеносной и выделительной системами. Продукты распада постоянно присутствуют в целомической жидкости.

У современных позвоночных предпочка существует только в эмбриональном периоде. Во взрослом состоянии пронефрос функционирует лишь у некоторых круглоротых. У эмбриона человека каналцы пронефроса функционального значения не имеют.

Первичная, или туловищная, почка (mesonephros) — второй этап эволюции выделительной системы позвоночных. Она закладывается в туловищных сегментах тела. Строение нефрона усложняется — на спинной стенке выделительного каналца появляется слепой вырост в виде двустенной чаши (капсулы почечного клубочка).

В эту капсулу врастает сосудистый клубочек, образуя вместе с капсулой почечное тельце. Благодаря этому возникает прямая связь между кровеносной и выделительной системами. Теперь продукты диссимиляции из крови сразу поступают в почки, не попадая в целом. Удаление продуктов распада из организма происходит более полно и быстро. Воронки первичной почки утрачивают свое значение, и в течение жизни в некоторых нефронах происходит их редукция, связь с целомом частично утрачивается (рис. 150).

Прогрессивным изменением нефрона следует считать удлинение выделительного каналца, благодаря чему он становится извитым, а также дифференцировку его отделов. В итоге в каналцах первичной почки начинают осуществляться процессы обратного всасывания таких продуктов, как вода, глюкоза и др., т. е. происходит концентрация мочи.

Количество нефронов в первичной почке по сравнению с предпочкой увеличивается, так как на каждом первичном каналце позднее возникает один или несколько добавочных нефронов путем своеобразного почкования. Метамерность строения начинает утрачиваться, поверхность выделения значительно увеличивается. Первичная почка функционирует у низших позвоночных (рыбы, амфибии) в течение всей жизни, у высших (рептилии, птицы, млекопитающие) сохраняется только в эмбриональном состоянии.

Вторичная, или тазовая, почка (metanephros) закладывается у высших позвоночных в сегментах тела, лежащих кзади от туловищной почки.

Отличительный признак нефронов — отсутствие воронки, благодаря чему связь с целомом полностью утрачивается. Нефрон начинается прямо с почечного тельца. Выделительный каналец дифференцируется на ряд отделов — проксимальный извитой каналец, дистальный извитой каналец, петля нефрона и т. д. Клубочковый аппарат упрощается, в частности количество капиллярных петель в клубочке уменьшается, фильтрационная способность отдельного клубочка снижается, зато усложняется строение каналцев, увеличивается их длина. Усиливается секреция клеток стенок каналцев, выделяющих продукты распада в просвет каналцев. Таким образом, в тазовой почке продукты диссимиляции поступают в нефрон двумя путями: путем фильтрации плазмы в полость капсулы клубочка и за счет выделения веществ в просвет каналцев. Одновременно в каналцах интенсивно происходят процессы обратного всасывания. Моча в полости капсулы клубочка содержит некоторое количество полезных для организма низкомолекулярных соединений: сахара, витамины, аминокислоты, хлориды и т. д. При прохождении мочи по отделам каналцев происходит реабсорбция этих веществ и большей части воды обратно в кровь.

У рептилий каналцы имеют проксимальный извитой отдел, промежуточный, дистальный извитой отдел, петля нефрона отсутствует.

У птиц и млекопитающих появляется петля нефрона — главное звено в механизме реабсорбции воды.

От каждого первоначального нефрона путем почкования образуется

несколько вторичных, в связи с чем количество нефронов возрастает во много раз, и общая выделительная поверхность резко увеличивается. Мочеточник тазовой почки образуется независимо от мочеточников предшествующих почек. Основное направление эволюции выделительной системы — увеличение выделительной поверхности, что обеспечивает более быстрое и полное удаление продуктов обмена, и дифференцировка выделительного канала, предупреждающего потерю организмом важных компонентов (вода, углеводы).

Связь выделительной и половой систем. Выделительная система позвоночных связана с органами половой системы. У некоторых позвоночных, например осетровых рыб, закладка половых желез происходит непосредственно за счет эпителия нефростомов первичной почки. У большинства позвоночных эта связь выражается в том, что некоторые части предпочки и первичной почки принимают на себя функцию выведения половых продуктов.

Половые железы позвоночных, как правило, закладываются в виде парных складок на вентральных краях мезонефросов. Зачаток гонад состоит из утолщенного эпителия с большим количеством соединительной ткани. Сначала мужские и женские половые железы имеют одинаковое строение, позднее происходит специализация их и возникает связь с различными для каждого пола частями выделительной системы, которые становятся половыми протоками.

У самок анамний после появления первичной почки предпочка освобождается от функции выведения мочи и редуцируется. Обычно остается лишь одна воронка, которая сильно увеличивается в размерах (иногда она образуется за счет соединения нескольких воронок) и вместе с мочеточником предпочки (парамезонефральный канал) преобразуется в яйцевод. Подобная смена функций объясняет отсутствие непосредственной связи между яичником и яйцеводом у позвоночных. При созревании яйцеклеток в яичнике происходит разрыв его стенок. Яйцеклетки выходят в полость тела, попадают в воронку, а затем в яйцевод.

Продукты диссимиляции у самок анамний выводятся через первичную почку и ее мочеточник, или мезонефральный (вольфов) проток.

У самцов анамний в эмбриональном периоде происходит полная редукция предпочки — исчезают не только выделительные каналы, но и мочеточник (рис. 151).

Одновременно возникает связь между семенником и первичной почкой. Из эпителия, выстилающего стенку полости тела, образуются тяжи, соединяющие выделительные каналы первичной почки и семенные каналы. Затем в этих тяжах образуется просвет, и они превращаются в семявыносящие каналы. Созревшие сперматозоиды по семявыносящим каналам попадают в почку и по мочеточнику выделяются наружу. Поскольку первичная почка функционирует как орган выделения, в мочеточник одновременно поступает моча и он служит как для выведения мочи, так и половых клеток (мочеполовой проток).

У высших позвоночных (амниот) с появлением вторичной почки не

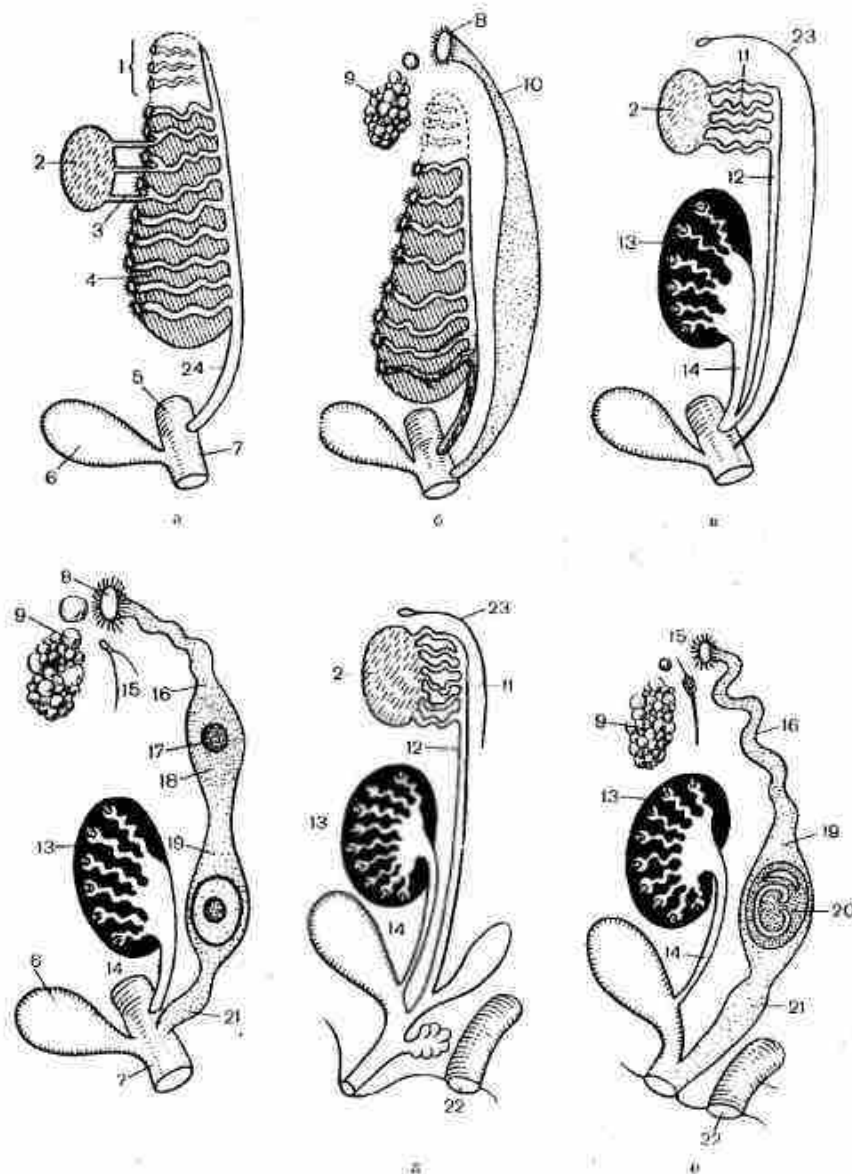


Рис. 151. Взаимоотношения органов мочеполовой системы у позвоночных.

Рыбы и амфибии: а — самец, б — самка, рептилии и птицы: в — самец, г — самка, млекопитающие: д — самец, е — самка. 1 — предпочка; 2 — семенник; 3 — семявыносящий проток; 4 — первичная почка; 5 — задний кишок; 6 — мочевой пузырь; 7 — клоака; 8 — воронка яйцевода; 9 — яичник; 10 — яйцевод; 11 — придаток семенника (остаток передней части первичной почки); 12 — семярод (мезонефральный проток); 13 — вторичная почка (метанефрос); 14 — мочеточник метанефроса; 15 — рудимент мезонефроса; 16 — яйцевод; 17 — яйцеклетка; 18 — белок; 19 — белок; 20 — зародыш в матке; 21 — влагалище; 22 — анальное отверстие; 23 — рудимент парамезонефрального протока; 24 — мезонефральный проток (мочеполовой канал).

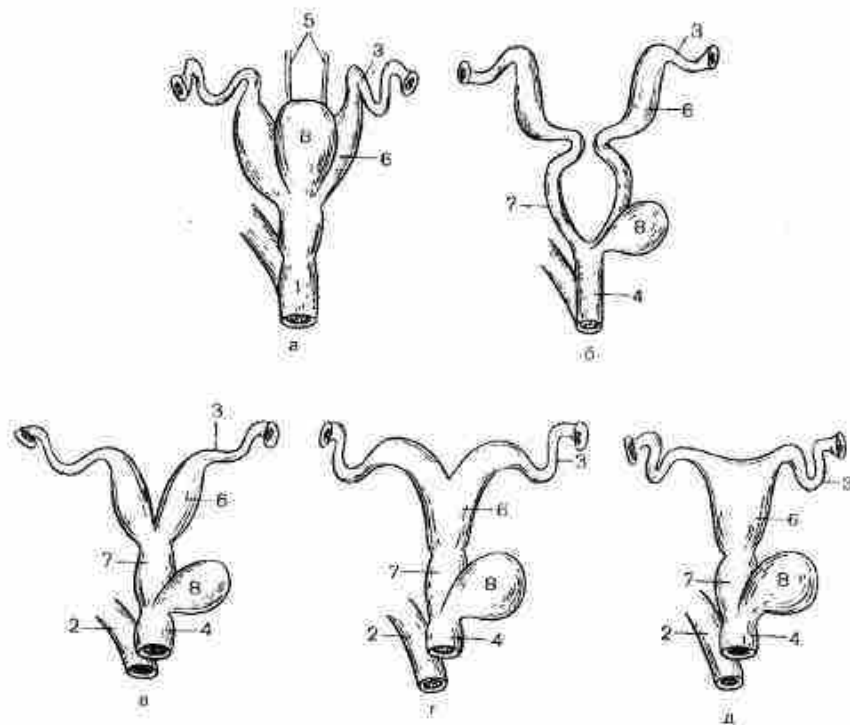


Рис. 152. Дифференцировка яйцеводов у млекопитающих.

а — клоачные; б — молодая двуутробка; в — плацентарное млекопитающее с двойной маткой; г — с двуутробной маткой; д — с простой маткой; 1 — клоака; 2 — прямая кишка; 3 — яйцевод; 4 — мочеполовой синус; 5 — мочеточники; 6 — матка; 7 — влагалище; 8 — мочевого пузыря.

только предпочка, но и первичная почка освобождается от функции выведения мочи.

У самок амниот, так же как и у анамний, из остатков предпочки и ее мочеточника развивается яйцевод. Первичная почка и ее мочеточник у взрослых самок редуцируются, лишь часть канальцев первичной почки сохраняется в виде незначительных рудиментов *ероорхон* и *рагаорхон*. Существует представление, что эти рудименты склонны к злокачественному перерождению.

Яйцеводы у амниот дифференцируются на отделы. У млекопитающих в связи с появлением функции живорождения дифференцировка яйцеводов становится наиболее сложной (рис. 152). Яйцеводы подразделяются на 3 отдела — маточные трубы, матку и влагалище. У высших млекопитающих — плацентарных — происходит срастание дистальных отделов яйцеводов на разных уровнях. У некоторых видов срастается только влагалищная часть, а матки остаются парными — двойная матка (грызуны); у некоторых матки слиты в дистальном отделе, образуя общую полость, в то время как их проксимальные отделы сохраняют самостоятельность — двурогая матка (хищники, парнокопытные). Наконец, матки могут быть полностью слиты в одну

на всем протяжении — простая матка (полуобезьяны, обезьяны, человек и некоторые летучие мыши).

У человека встречаются различные аномалии матки и влагалища, соответствующие филогенетическим этапам изменения этого органа в процессе эволюции. Как правило, аномалии связаны с ненормальным срастанием парамезонефральных протоков. Наиболее часто встречается двурогая матка, иногда ~~двуутробная~~ ^{двуутробная}.

У самцов амниот ~~пронефрос~~ ^{мочеточник} и ее мочеточник полностью редуцируются. У млекопитающих и человека за счет остатков дистального отрезка парамезонефрального канала формируется слепое выпячивание, являющееся гомологом матки и влагалища (*uterus masculinus*).

Канальцы передней части первичной почки у самцов сохраняются и преобразуются в придаток семенника — эпидидимис, а мочеточник первичной почки (мезонефральный канал) превращается в семяпровод.

7.13.9. Эндокринные железы

Железами внутренней секреции (эндокринными) называют органы, секретирующие биологически активные вещества, оказывающие регулирующее влияние на жизнедеятельность организма. В отличие от желез внешней секреции, эндокринные железы не имеют протоков и выделяют секреты, получившие название гормонов, непосредственно в кровь.

Наибольшего развития эндокринные железы достигают у позвоночных. Эндокринные железы развиваются в процессе филогенеза из разных источников и имеют различное местоположение.

Щитовидная железа развивается за счет эпителия жаберного отдела глотки. У рыб закладка щитовидной железы имеет вид продольного желобка на брюшной стороне глотки — между первой и второй жаберными щелями. Желобок выстлан мерцательным эпителием и содержит железистые клетки. В последующем этот участок обособляется от глотки и превращается в замкнутый пузырек. Стенки его утолщаются и в них появляются отдельные фолликулы — структуры, характерные для щитовидной железы. Клетки стенок фолликулов выделяют секрет, накапливающийся в их полостях. У последующих классов меняется положение железы, появляются доли и перешеек.

Тимус у рыб развивается в виде множественных закладок — плотных эпителиальных выступов спинной части всех жаберных мешков. Выросты отшнуровываются и на каждой стороне соединяются между собой, образуя полосу с узкой полостью внутри. От полости наружу растут многочисленные выпячивания, состоящие из лимфоидной ткани, которая делится на дольки врастающей соединительной тканью. У амфибий и рептилий количество зачатков, из которых формируется тимус, значительно уменьшается, иногда развиваются только закладки второй и третьей пары жаберных мешков. У млекопитающих в образовании тимуса принимают участие выросты трех пар мешков (в основном второй пары). Эти выросты лежат на брюшной стороне впереди сердца непосредственно над грудиной (рис. 153).



Воронка состоит из мозговой ткани, имеет тонкое дно, но из него начинают образовываться пальцеобразные выросты, глубоко вдающиеся в ткань средней доли. Вместе с выростами в среднюю долю начинают проникать отростки нейросекретных клеток гипоталамуса. Гипофиз

У рыб закладки мозгового вещества (надпочечные тела) образуют ряд парных зачатков, расположенных метамерию, т. е. вдоль спинной поверхности первичных почек, в тесной связи с их сосудами. Межпочечные тела (корковое вещество) развиваются также в виде метамерию расположенных утолщений эпителия брюшины поблизости

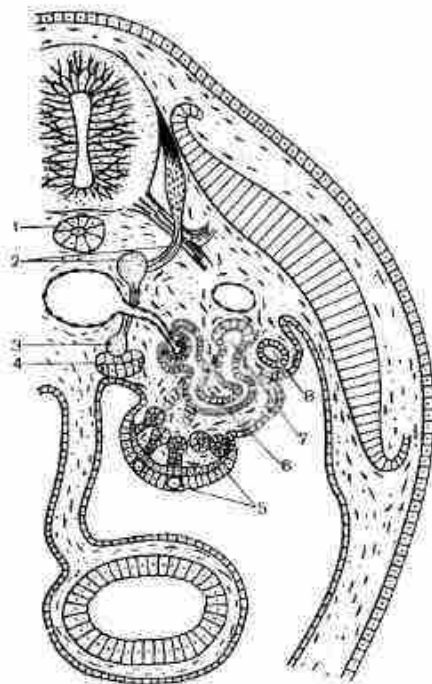


Рис. 154. Развитие надпочечника
1 — хорда; 2 — глыбка симпатического ствола;
3 — зачаток мозгового вещества; 4 — зачаток
коркового слоя; 5 — колпачок; 6 — на
линии перикардиальной почки; 7 — парамезенхималь-
ные протоки; 8 — проток перикардиальной почки

В эволюции сформировались три главных формы иммунологических реакций: 1) фагоцитоз¹ или неспецифическое уничтожение генетически чужеродного материала особыми клетками; 2) клеточный иммунитет, основанный на специфическом распознавании и уничтожении такого материала Т-лимфоцитами; 3) гуморальный иммунитет, осуществляемый путем образования потомками В-лимфоцитов (плазматическими клетками) иммуноглобулинов (антител) и связывания ими антигенов. Различают три главных этапа эволюции реакций клеточного и гуморального иммунитета. Квазииммунное распознавание клеток организмов своего (аллогенные) или другого (ксеногенные) вида обнаружено у животных разного плана структурной организации — от кишечнополостных до млекопитающих. Его механизм не связан с синтезом антител и лишен иммунологической памяти, благодаря которой при других реакциях

¹ Некоторые иммунологи не включают в понятие иммунитета фагоцитоз на том основании, что этот защитный механизм лишен специфичности.

от половых валиков по обе стороны корня брыжейки. Затем зачатки межпочечных тел каждой стороны сливаются и образуют тяж, лежащий между почками. Иногда закладки обеих сторон соединяются и образуют непарный тяж.

У амфибий между надпочечными телами возникает пространственная связь, причем строгая парность не соблюдается.

У амниот все закладки надпочечников сливаются между собой, образуя парный околопочечный орган, имеющий сложное строение.

1.13.10. Иммунная система

Иммунная система служит для защиты от вирусов, микроорганизмов и других клеток, генетически чужеродных организму. Она представлена совокупностью лимфоидных органов и скоплений лимфоидных клеток. Среди таких клеток выделяют Т-лимфоциты (тимус-зависимые) и В-лимфоциты, развитие которых не зависит от вилочковой железы. Их взаимодействие при участии клеток-макрофагов обеспечивает весь спектр иммунологических реакций.

иммунитета ответ организма на повторное проникновение чужеродного материала усиливается и ускоряется.

Примитивный клеточный иммунитет обнаруживается у целомических беспозвоночных (кольчатые черви, иглокожие). Он обеспечивается целомацитами — клетками вторичной полости тела, уничтожающими чужеродный материал. На этом этапе иммунные реакции приобретают свойство специфичности, появляется иммунологическая память.

На следующем этапе сложилась система интегрированного клеточного и гуморального иммунитета, для которой типичны специфические гуморальные и клеточные реакции на чужеродное, наличие специальных лимфоидных органов иммунитета, образование антител. Ни один из перечисленных показателей в достаточно развитом состоянии не встречается у беспозвоночных — этот этап эволюции иммунитета характеризует лишь позвоночных животных.

По мнению одних авторов иммунитет формировался в филогенезе как механизм защиты от микроорганизмов. Согласно другой точке зрения (концепция иммунологического надзора), развитие системы иммунитета стимулировалось необходимостью защиты организма от внутренней опасности в виде собственных соматических клеток, ставших генетически чужими вследствие мутаций. Нарушение процессов жизнедеятельности из-за соматических мутаций (мутационный риск) возрастает с увеличением количества клеток в организме. Так, тело человека образовано примерно 10^{15} клетками, причем не менее 10^{11} из них являются пролиферирующими. В таких условиях при существующей частоте мутирования генов в каждой смене делящихся клеток ежедневно должно накапливаться 10^6 соматических мутаций, т. е. мутационный риск достигает значительной величины. В ряду позвоночных животных наблюдается усиление иммунного ответа по мере усложнения структурно-функциональной организации.

Круглоротые способны отторгать аллотрансплантат и синтезировать антитела, но вопрос о наличии у них органа иммунитета — вилочковой железы — остается открытым. Развитый тимус обнаруживается лишь у акул и других низших рыб. Акулы — первые в ряду позвоночных, имеющие типичные плазматические клетки, вырабатывающие антитела.

Эволюционные предшественники лимфоидных органов млекопитающих и человека (тимус, селезенка, скопления лимфоидной ткани) обнаруживаются в полном объеме у бесхвостых амфибий. У низших позвоночных (рыбы, амфибии) в отличие от птиц и млекопитающих вилочковая железа активно выделяет антитела.

Особенность системы иммунитета птиц заключается в наличии особого лимфоидного органа — фабрициевой сумки. В эмбриогенезе этому органу принадлежит ведущая роль в развитии клеточной линии В-лимфоцитов, т. е. способности организма к образованию антител.

Млекопитающие отличаются сложностью и разнообразием строения и расположения в организме лимфоидных органов. Предположительно гомологом фабрициевой сумки у млекопитающих служит

354

движения матери складывались в ходе биологической эволюции в связи с определенными условиями обитания. Многие существенные моменты процесса становления человека остаются предметом дискуссий. Общая схема антропогенеза представляется следующим образом (табл. 27).

Предком гоминид был наземный примат, ведущий наземный образ жизни и перемещавшийся по земле и ветвям деревьев на четырех конечностях. При хождении он опирался на фаланги согнутых пальцев, что позволяло переносить в передних лапах различные предметы. Начальный этап гоминизации заключается в освоении прямохождения, чему способствовали использование внешних предметов для добывания пищи, всеядность, необходимость расширить кругозор на основе зрительной ориентировки. Прямохождение и простейшая орудийная деятельность с помощью случайных предметов были освоены, по-видимому, на прегоминидной стадии антропогенеза. Согласно археологическим данным, изготовление простейших каменных орудий стало возможным по достижении определенного уровня развития головного мозга. Австралопитеки и Человек умелый (*Homo habilis*) сосуществовали на протяжении многих сотен тысячелетий, однако только последний был способен изготавливать орудия.

Проводя аналогию с процессом онтогенеза современного человека, антропологи предполагают, что освоение речи не могло произойти прежде, чем объем мозга достигнет 750—800 см³. Укорочение челюсти и расширение альвеолярного отростка у пекинского питекантропа допускает относительно большую подвижность языка, облегчает опускание его корня в гортань. Объем мозга около 1000 см³ в сочетании с указанными морфологическими особенностями дает возможность датировать появление примитивной речи стадией архантропов.

Речь и мышление развиваются единым комплексом, поэтому единицы речевой деятельности (слово) и мышления (понятие) неразрывно связаны. На стадии палеоантропов возникают сложные формы коллективной деятельности, совершенствуются орудия. К этой стадии, по-видимому, гоминиды приобретают способность воспроизводить форму орудия в уме, добывать огонь. Объем мозга палеоантропов сравним с объемом мозга современного человека, однако их речь примитивна, интеллектуальные функции ограничены.

Примерно 200—50 тысяч лет назад палеоантропы утратили положение преобладающей группы гоминид в процессе антропогенеза, вступив в стадию неоантропов. Такие качества последних, как социальность, развитая речь, интеллект, коллективная трудовая деятельность, привели в процессе дальнейшего развития к возникновению человеческого общества. Важнейшими этапами развития этого общества являются неолитическая и научно-техническая революции. В результате первой из них человек благодаря окультуриванию растений и одомашниванию животных вышел из полной зависимости от сил природы, а в результате второй получил мощнейшие источники энергии и технические возможности активного изменения природы в глобальном масштабе.

В последние годы быстрыми темпами шло накопление археологиче-

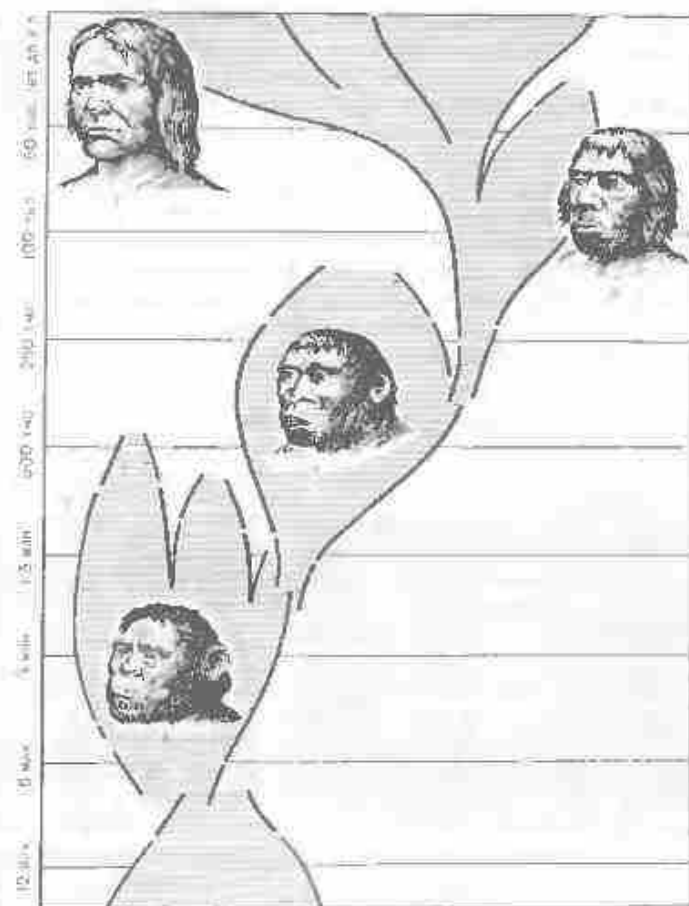


Рис. 155. Схема эволюции гоминид.

а — австралопитеки; б — архантропы; в — палеоантропы; г — неолитические люди.

ского материала, который свидетельствовал о разнообразии вариантов основных предковых форм гоминид, различающихся по морфологическим показателям. Так, известны массивный и грацильный типы австралопитеков. Полиморфна группа питекантропов. Среди палеоантропов выделяют более грацильных, так называемых ранних, и физически более мощных поздних неандертальцев.

Есть основания предполагать, что и отдельные периоды на планете сосуществовали австралопитеки, Человек умелый, архантропы. Можно заключить, что на протяжении большей части антропогенеза развитие гоминид шло в каждой линии по нескольким направлениям (рис. 155). В пределах каждого направления возникали разновидности, которые изменялись под влиянием разных факторов естественного отбора.

В результате отдельные формы вымирали, другие ассимилировались. В целом отбор доминировал в пользу образа жизни, основанного на применении орудий, о чем свидетельствуют некоторые морфологические признаки современного человека, стабилизировавшиеся на уровне неантропов. Так, пропорции кисти руки, сильно развитый и мускулистый большой палец, особенности анатомии головного мозга формировались, по-видимому, под действием отбора, направленного на умение применять орудия, способность к ручному труду, социабельность. Морфофизиологические характеристики человека не изменились со времени стадии неантропов. Предполагают, что на этом рубеже благодаря включению мощных факторов социального развития естественный отбор утратил доминирующую роль и биологическая эволюция уступила место социальной.

8.3. ВИДОВОЕ ЕДИНСТВО ЧЕЛОВЕКА. ПОНЯТИЕ О РАСАХ

Современное человечество принадлежит к одному виду *Homo sapiens*. Это доказывается рождением плодотворного и полноценного потомства в скрещиваниях между представителями резко различающихся по некоторым признакам этногеографических групп населения. Видовое единство людей основывается на воспроизведении трех главных признаков рода *Homo* — выпрямленного положения тела, хватательного типа верхних конечностей, развитой речевой функции и мышления. Названным признакам принадлежит ведущая роль в обеспечении выживания и развития всех гоминид. Значительным консерватизмом обладают особенности строения опорно-двигательного аппарата и головного мозга, от которых зависит прямохождение, орудийная деятельность, социабельность. Представители разных этногеографических групп характеризуются одинаковым интеллектуальным потенциалом. Вместе с тем Человек разумный — это резко политипический вид, что проявляется в наличии трех «больших» рас людей и некоторого числа более мелких групп, различающихся главным образом комплексом внешних признаков.

Выделяют европеоидную (евразийскую), австрало-негроидную (экваториальную) и монголоидную (азиатско-американскую) «большие» расы (рис. 156, 157).

Европеоиды имеют светлую или смуглую кожу, прямые или волнистые волосы, развитый волосяной покров на лице, узкий выступающий нос, тонкие губы. Монголоиды отличаются светлой или смуглой кожей, прямыми, нередко жесткими волосами, уплощенным лицом с выступающими скулами, косым разрезом глаз, выраженным «третьим веком» (эпикантом), средними показателями ширины носа и губ. У австрало-негроидов кожные покровы темные, волосы курчавые шерстистые или волнистые, губы толстые, нос широкий, маловыступающий, с поперечным расположением ноздрей. Представители различных рас отличаются по некоторым физиологическим и биохимическим признакам. Так, основной обмен у негров и у большей части других народов экваториальной зоны ниже, чем у европейцев. У последних

Рис. 156. Схема расовой классификации современного человека. По окружности приведены названия больших рас, в секторах — названия малых рас; между большими расами по две переходных.

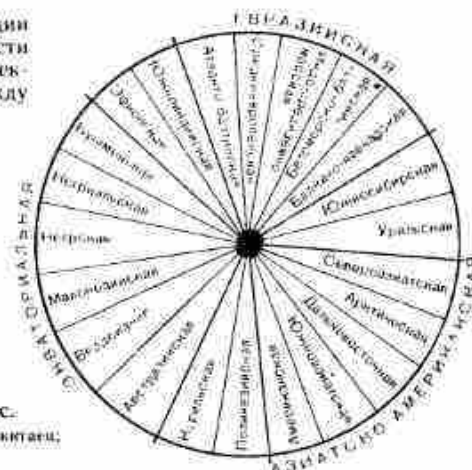


Рис. 157. Представители больших рас.
а — западноафриканский негр, б, в — бурят и китаец, г — швед.



содержание холестерина в плазме крови достигают 4,64 ммоль/л, тогда как у первых — 3,48 ммоль/л.

Общность основных человеческих признаков и главной линии исторического развития, полноценность потомства в межрасовых браках указывают на то, что разделение на расы относится к достаточно продвинутой стадии эволюции гоминид. На основании сравнительно-биохимических и антропологических данных предполагают, что первоначально в человечестве выделились монголоидная и европеоидно-негроидная расы. Позже из последней выделились евразийская и австрало-негроидная. Указанные события имели место, по-видимому, на стадии перехода от палеоантропов к неантропам.

До эпохи великих географических открытий «большие» расы характеризовались определенным расселением по планете. Представители монголоидной расы размещались на территории Северной, Центральной, Восточной и Юго-Восточной Азии, Северной и Южной Америки, австрало-негроидной — в Старом Свете к югу от тропика Рака, европеоидной — на территории Европы, Северной Африки, Передней Азии, Северной Индии. Многие расовые признаки адаптивно целесообразны в той части Ойкумены, в которой складывались и

обитали расы на протяжении многих тысячелетий. К таковым относятся пигментация кожных покровов и шерстистые волосы негроидов (повышенный уровень солнечной радиации), крупные размеры носовой полости европеоидов (действие охлажденного в зимний период воздуха), эпикант, узкая глазная щель, своеобразное отложение жировой ткани на лице монголоидов (предохранение глаза от ветра, пыли, отраженного от снега солнечного света и от переохлаждения тканей лица). Можно предположить, что формирование расовых комплексов признаков происходило под действием естественного отбора. Вместе с тем следует избегать упрощенного понимания адаптивной природы таких комплексов в целом. Некоторые признаки, входящие в расовый комплекс, могли появиться в силу коррелятивной изменчивости. Так, главную роль в развитии уплощенности лица монголоидов играли, по-видимому, первичные изменения жевательного аппарата и общей конструкции лицевого скелета. В выделении внутри «больших» рас различных морфологических типов и групп могли играть роль метисация, длительное размножение в популяции с высокой степенью генетического родства, а в отношении народностей, размещавшихся по окраинам Ойкумены, — дрейф генов.

Раздел II

ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА

Глава 9

ВВЕДЕНИЕ В УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ

9.1. СОВРЕМЕННЫЕ КОНЦЕПЦИИ БИОСФЕРЫ

Термин «биосфера» введен австралийским геологом Э. Зюссом в 1875 г. для обозначения особой оболочки Земли, образованной совокупностью живых организмов, что соответствует биологической концепции биосферы. В указанном смысле названный термин используется рядом исследователей и в настоящее время.

Представление о широком влиянии жизни на природные процессы было сформулировано В. В. Докучаевым, который показал зависимость процесса почвообразования не только от климата, но и от совокупного влияния растительных и животных организмов.

В. И. Вернадский развил это направление и разработал учение о биосфере как глобальной системе нашей планеты, в которой основной ход геохимических и энергетических превращений определяется живым веществом. Он распространил понятие биосферы не только на сами организмы, но и на среду их обитания, чем придал концепции биосферы биогеохимический смысл. Большинство явлений, меняющихся в масштабе геологического времени облик Земли, рассматривались ранее как чисто физические, химические или физико-химические (размыв, растворение, осаждение, выветривание пород и т. д.). В. И. Вернадский создал учение о геологической роли живых организмов и показал, что деятельность последних представляет собой важнейший фактор преобразования минеральных оболочек планеты.

С именем В. И. Вернадского связано также формирование социально-экономической концепции биосферы, отражающей ее превращение на определенном этапе эволюции в ноосферу (см. главу 10) вследствие деятельности человека, которая приобретает роль самостоятельной геологической силы. Учитывая системный принцип организации биосферы, а также то, что в основе ее функционирования лежат круговороты веществ и энергии, современной наукой сформулированы биохимическая, термодинамическая, биогеоценотическая, кибернетическая концепции биосферы.

Биосферой называется оболочка Земли, которая населена и активно преобразуется живыми существами. Согласно В. И. Вернадскому, биосфера — это такая оболочка, в которой существует или существовала в прошлом жизнь и которая подвергалась или подвергается воздействию живых организмов. Она включает: 1) живое вещество, образованное совокупностью организмов; 2) биогенное вещество, которое создается и перерабатывается в процессе жизнедеятельности организмов (газы атмосферы, каменный уголь, нефть,



сланцы, известняки и др.); 3) косное вещество, которое образуется без участия живых организмов (продукты тектонической деятельности, метеориты); 4) биокосное вещество, представляющее собой совместный результат жизнедеятельности организмов и абиогенных процессов (почвы).

9.2. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ БИОСФЕРЫ

Биосфера представляет собой многоуровневую систему, включающую подсистемы различной степени сложности. Границы биосферы определяются областью распространения организмов в атмосфере, гидросфере и литосфере (рис. 158). Верхняя граница биосферы проходит примерно на высоте 20 км. Таким образом, живые

организмы расселены в тропосфере и в нижних слоях стратосферы. Лимитирующим фактором расселения в этой среде является нарастающая с высотой интенсивность ультрафиолетовой радиации. Практически все живое, проникающее выше озонового слоя атмосферы, погибает. В гидросферу биосфера проникает на всю глубину мирового океана, что подтверждается обнаружением живых организмов, и органических отложений до глубины 10–11 км. В литосфере область распространения жизни во многом определяется уровнем проникновения воды в жидком состоянии — живые организмы обнаружены до глубины примерно 7,5 км.

Атмосфера. Эта оболочка состоит в основном из азота и кислорода. В меньших концентрациях она содержит углекислый газ и озон. Состояние атмосферы оказывает большое влияние на физические, химические и, особенно, биологические процессы на земной поверхности и в водной среде. Наибольшее значение для биологических процессов имеют: кислород атмосферы, используемый для дыхания организмов и минерализации омертвевшего органического вещества, углекислый газ, расходуемый при фотосинтезе, а также озон, экранирующий земную поверхность от жесткого ультрафиолетового излучения. Вне атмосферы существование живых организмов невозможно. Это видно на примере лишенной жизни Луны, у которой нет атмосферы. Исторически развитие атмосферы связано с геохимическими процессами, а также жизнедеятельностью организмов. Так, азот, углекислый газ, пары воды образовались в процессе эволюции планеты благодаря в значительной мере вулканической активности, а кислород — в результате фотосинтеза.

Гидросфера. Вода является важной составной частью всех компонентов биосферы и одним из необходимых факторов существова-

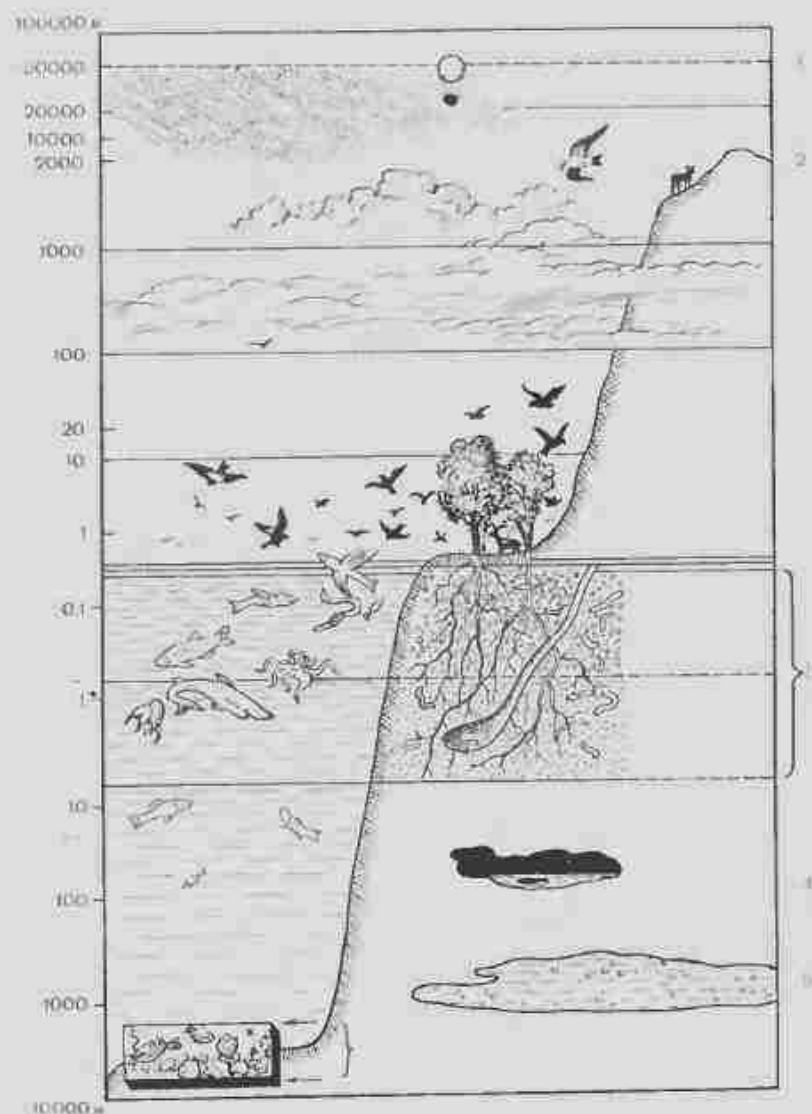


Рис. 158. Область распространения организмов в биосфере.

1 — тропосфера, мезосфера, стратосфера; 2 — граница космоса; 3 — поверхность; 4 — живые организмы; 5 — бактерии и инфузории.

ния живых организмов. Основная ее часть (95%) заключена в мировом океане, который занимает примерно 70% поверхности земного шара. Общая масса океанических вод составляет свыше 1300 млн. км³. Около 24 млн. км³ воды содержится в ледниках, причем 90% этого объема приходится на ледяной покров Антарктиды. Столько же воды содержится под землей. Поверхностные воды озер составляют

приблизительно $0,18 \text{ млн. км}^3$ (из них половина соленые), а рек — $0,002 \text{ млн. км}^3$. Количество воды в телах живых организмов достигает примерно $0,001 \text{ млн. км}^3$. Из газов, растворенных в воде, наибольшее значение имеют кислород и углекислый газ. Количество кислорода в океанических водах изменяется в широких пределах в зависимости от температуры и присутствия живых организмов. Концентрация углекислого газа также варьирует, а общее количество его в океане в 60 раз превышает его количество в атмосфере. Гидросфера формировалась в связи с развитием литосферы, выделившей за геологическую историю Земли значительный объем водяного пара и так называемых ювенильных (подземных магматических) вод.

Литосфера. Основная масса организмов, обитающих в пределах литосферы, сосредоточена в почвенном слое, глубина которого обычно не превышает нескольких метров. Почвы, будучи, по терминологии В. И. Вернадского, биокосным веществом, представлены минеральными веществами, образующимися при разрушении горных пород, и органическими веществами — продуктами жизнедеятельности организмов.

Живые организмы (живое вещество). В настоящее время описано около 300 тыс. видов растений и более 1,5 млн. видов животных. Из этого количества 93% представлено сухопутными, а 7% водными видами животных. Суммарная биомасса организмов сухопутных видов образована на 99,2% зелеными растениями ($2,4 \times 10^{12} \text{ т}$) и на 0,8% — животными и микроорганизмами ($0,2 \times 10^{11} \text{ т}$). В океане, напротив, на долю растений приходится 6,3% ($0,2 \times 10^9 \text{ т}$), а на долю животных и микроорганизмов 93,7% ($0,3 \times 10^{10} \text{ т}$) совокупной биомассы. Несмотря на то что океан покрывает немногим более 70% поверхности планеты, в нем содержится лишь 0,13% биомассы всех живых существ, обитающих на Земле. Расчеты показывают, что растения составляют около 21% всех учтенных видов. Однако на их долю приходится более 99% биомассы, тогда как вклад в биомассу планеты животных, которыми представлено 79% видов, составляет менее 1%. Среди животных 96% видов приходится на долю беспозвоночных и только 4% на долю позвоночных, среди которых млекопитающие составляют примерно 10%. Приведенные соотношения иллюстрируют фундаментальную закономерность организации биосферы: в количественном отношении преобладают формы, достигшие в процессе эволюции относительно низких степеней морфофизиологического прогресса.

Живое вещество по массе составляет 0,01—0,02% от косного вещества биосферы, однако играет ведущую роль в биогеохимических процессах благодаря совершающемуся в живых организмах обмену веществ. Так как субстраты и энергию, используемые в обмене веществ, организмы черпают из окружающей среды, они преобразуют ее уже тем, что живут. Ежегодная продукция живого вещества в биосфере равняется 232,5 млрд. т сухого органического вещества. За это же время в масштабе планеты в процессе фотосинтеза синтезируется 46 млрд. т органического углерода. Для этого требуется, чтобы $170 \times 10^9 \text{ т}$ углекислого газа прореагировало с $68 \times 10^9 \text{ т}$ воды. Таким образом, в результате фотосинтеза ежегодно образуется $115 \times 10^9 \text{ т}$ сухого органи-

ческого вещества и $123 \times 10^9 \text{ т}$ кислорода. В процесс фотосинтеза вовлекается также в течение года $6 \times 10^9 \text{ т}$ азота, $2 \times 10^9 \text{ т}$ фосфора и другие элементы, например калий, кальций, магний, сера, железо. Приведенные цифры показывают, что живое вещество является наиболее активным компонентом биосферы. Оно производит гигантскую геохимическую работу, способствуя преобразованию других оболочек Земли в геологическом масштабе времени.

Биотический круговорот. Главная функция биосферы заключается в обеспечении круговоротов химических элементов. Глобальный биотический круговорот осуществляется при участии всех населяющих планету организмов. Он заключается в циркуляции веществ между почвой, атмосферой, гидросферой и живыми организмами. Благодаря биотическому круговороту возможно длительное существование и развитие жизни при ограниченном запасе доступных химических элементов. Используя неорганические вещества, зеленые растения за счет энергии Солнца создают органическое вещество, которое другими живыми существами (гетеротрофами-потребителями и деструкторами) разрушается, с тем чтобы продукты этого разрушения могли быть использованы растениями для новых органических синтезов.

Важная роль в глобальном круговороте веществ принадлежит циркуляции воды между океаном, атмосферой и верхними слоями литосферы. Вода испаряется и воздушными течениями переносится на многие километры. Выпадая на поверхность суши в виде осадков, она способствует разрушению горных пород, делая их доступными для растений и микроорганизмов, размывает верхний почвенный слой и уходит вместе с растворенными в ней химическими соединениями и взвешенными органическими частицами в океаны и моря. Подсчитано, что с поверхности Земли за 1 мин испаряется около 1 млрд. т воды (на образование 1 г водяного пара затрачивается 2,248 кДж). Энергия, затрачиваемая на испарение воды, возвращается в атмосферу (рис. 159). Циркуляция воды между мировым океаном и сушей представляет собой важнейшее звено в поддержании жизни на Земле и основное условие взаимодействия растений и животных с неживой природой. Благодаря этому процессу происходит постепенное разрушение литосферы, перенос ее компонентов в глубины морей и океанов.

На создание органического вещества расходуется всего 0,1—0,2% солнечной энергии, достигающей поверхности планеты. Энергия биотического круговорота мала по сравнению с энергией, расходуемой в абиотических геохимических процессах. Благодаря ей осуществляется значительный объем работы по перемещению химических элементов.

В качестве примеров биотического круговорота рассмотрим круговороты углерода и азота в биосфере (рис. 160). К р у г о в о р о т у г л е р о д а начинается с фиксации атмосферной двуокиси углерода в процессе фотосинтеза. Часть образовавшихся при фотосинтезе углеводов используется самими растениями для получения энергии, а часть потребляется животными. Углекислый газ выделяется в процессе дыхания растений и животных. Мертвые растения и животные разлагаются, углерод их тканей окисляется и возвращается в атмосферу. Аналогичный процесс происходит и в океане.

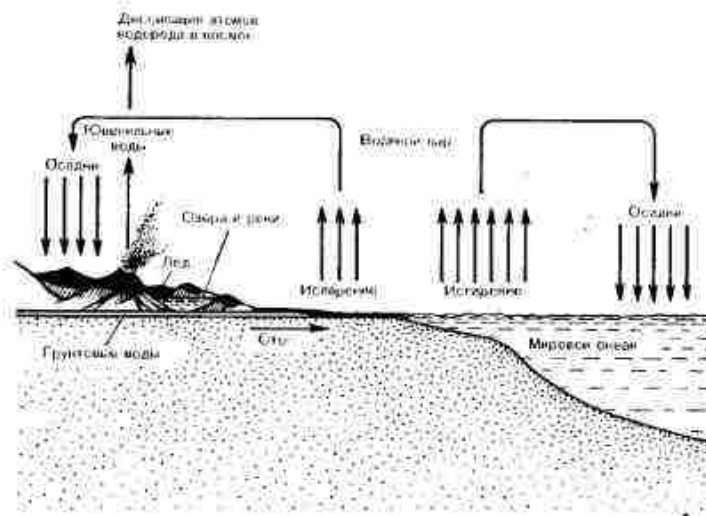


Рис. 159. Круговорот воды в биосфере.

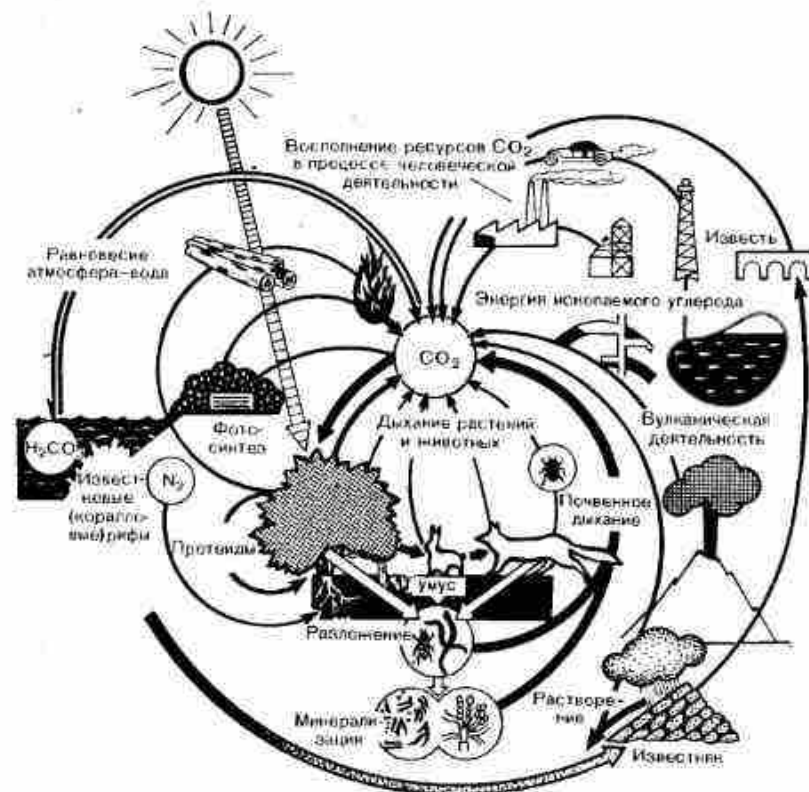


Рис. 160. Круговорот углерода в биосфере.

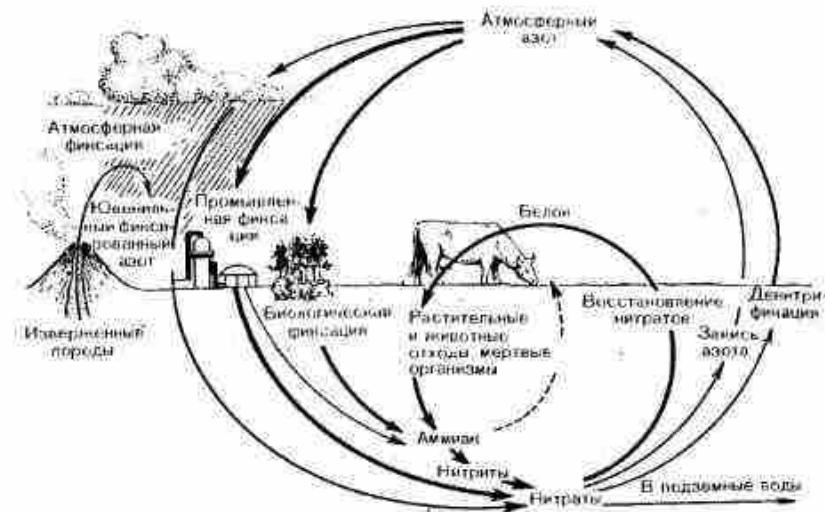


Рис. 161. Круговорот азота в биосфере.

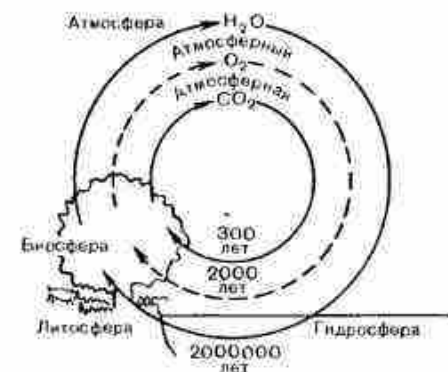


Рис. 162. Темпы циркуляции веществ в биосфере.

Круговорот азота также охватывает все области биосферы (рис. 161). Хотя его запасы в атмосфере практически неисчерпаемы, высшие растения могут использовать азот только после соединения его с водородом или кислородом. Исключительно важную роль в этом процессе играют азотфиксирующие бактерии. При распаде белков этих микроорганизмов азот снова возвращается в атмосферу.

Показателем масштабов биотического круговорота служат темпы оборота углекислого газа, кислорода и воды. Из рис. 162 видно, что весь кислород атмосферы проходит через организмы примерно за 2 тыс. лет, углекислый газ — за 300 лет, а вода полностью разлагается и восстанавливается в биотическом круговороте за 2000 лет.

Благодаря биотическому круговороту биосфере присущи определенные геохимические функции: газовая — биогенная миграция газов в результате фотосинтеза и азотфиксации; концентрационная — аккумуляция живыми организмами химических элементов, рассеянных во внешней среде; окислительно-восстановительная — превращение ве-

ществ, содержащих атомы с переменной валентностью (например, железо, марганец); биохимическая — процессы, протекающие в живых организмах.

Стабильность биосферы. Биосфера представляет собой сложную экологическую систему, работающую в стационарном режиме. Стабильность биосферы обусловлена тем, что результаты активности трех групп организмов, выполняющих разные функции в биотическом круговороте — продуценты (автотрофы), потребители (гетеротрофы) и деструкторы (минерализующие органические остатки) — взаимно уравновешиваются. Гомеостатическое состояние биосферы не исключает способности ее к эволюции.

9.3. ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Эволюция биосферы на протяжении большей части ее истории осуществлялась под влиянием двух главных факторов: естественных геологических и климатических изменений на планете и изменений видового состава и количества живых существ в процессе биологической эволюции. На современном этапе в третичном периоде к ним присоединился третий фактор — развивающееся человеческое общество.

Этапы возникновения жизни, пути и механизмы эволюционного процесса рассмотрены выше (см. главу 7). Жизнь зародилась на Земле свыше 3 млрд. лет назад. Первыми живыми существами были анаэробы, которые получали энергию путем брожения. Так как брожение представляет собой относительно малопродуктивный способ энергообеспечения, примитивная жизнь не могла эволюционировать далее одноклеточной формы организации. Питание таких примитивных организмов зависело от опускавшихся на дно водоемов органических веществ, синтезируемых в поверхностных слоях воды абиогенным способом.

Недостаток органических веществ создал давление отбора, приведшее к возникновению фотосинтеза. Прогрессивное увеличение кислорода в воде за счет жизнедеятельности фотосинтезирующих организмов и его диффузия в атмосферу вызвали изменения в химическом составе оболочек Земли, и прежде всего атмосферы, что, в свою очередь, сделало возможным быстрое распространение жизни по планете и развитие более сложно организованных живых форм. По мере увеличения содержания кислорода в атмосфере формируется достаточно мощный слой озона, который защищает поверхность Земли от проникновения жесткого ультрафиолетового излучения. В таких условиях жизнь смогла продвинуться к поверхности моря. Развитие механизма аэробного дыхания сделало возможным появление многоклеточных организмов. Примечательно, что первые такие организмы появились после того, как концентрация кислорода в атмосфере планеты достигла примерно 3%, что произошло около 600 млн. лет назад (начало кембрия).

Благодаря способности фотосинтезирующих морских организмов продуцировать такое количество кислорода, которое превышало

потребности в нем обитателей планеты того времени, стало возможным на основе возникновения в процессе эволюции организмов более высокого уровня структурно-физиологической организации широкое расселение и проникновение жизни в различные среды обитания, причем за сравнительно короткое время. В течение палеозойской эры жизнь не только заполнила все моря, но и вышла на сушу. Развитие зеленых растений обеспечило образование больших количеств кислорода и органических веществ, что создавало благоприятные условия для последующей прогрессивной эволюции.

В середине палеозоя темпы потребления кислорода живыми организмами и расход его в абиотических процессах и темпы его образования сравнялись. Содержание кислорода в атмосфере, начиная с этого периода истории Земли, стабилизировалось на уровне примерно 20%.

С появлением человеческого общества в развитии биосферы намечается переход от биогенеза, обусловливаемого факторами биологической эволюции, к ноогенезу — развитию под влиянием разумной созидательной деятельности человечества.

Глава 10

УЧЕНИЕ О НООСФЕРЕ

10.1. БИОГЕНЕЗ И НООГЕНЕЗ

Эволюция органического мира прошла несколько этапов. Первый из них — возникновение первичной биосферы с биотическим круговоротом, второй — усложнение структуры биотического компонента биосферы в результате появления многоклеточных организмов. Эти два этапа, осуществлявшиеся в связи с чисто биологическими закономерностями жизнедеятельности и развития, могут быть объединены в период биогенеза. Третий этап связан с возникновением человеческого общества. Разумная по своим намерениям деятельность людей в масштабе биосферы способствует превращению последней в ноосферу. На рассматриваемом этапе эволюция происходит под определяющим воздействием человеческого сознания в процессе производственной (трудовой) деятельности людей, что свойственно периоду ноогенеза.

Понятие ноосферы было введено в науку французским философом Э. Леруа (1927). Ноосферой Э. Леруа назвал оболочку Земли, включающую человеческое общество с его индустрией, языком и прочими атрибутами разумной деятельности.

Высказав правильную идею о сознательной человеческой деятельности как факторе, преобразующем биосферу, Э. Леруа и некоторые его последователи дали ей идеалистическую трактовку. Ноосфера, по их мнению, представляет собой «...мыслящий пласт», который, зародившись в конце третичного периода, разворачивается с тех пор над миром растений и животных вне биосферы и над ней.

В противоположность приведенной трактовке В. И. Вернадский

развивал материалистическое представление о ноосфере, понимая под ноосферой не нечто внешнее по отношению к биосфере, а новый этап в ее развитии, заключающийся в разумном регулировании отношений человека и природы.

В непосредственной связи с революционными социальными преобразованиями, со сменой капиталистических отношений социалистическими возникает реальная возможность научно обоснованного природопользования.

Науку управления взаимоотношениями между человеческим обществом и природой можно назвать ноогеникой. Основная цель ноогеники — планирование настоящего во имя лучшего будущего, а ее главная задача — исправление нарушений в отношениях человека и природы, вызванных прогрессом техники.

Помимо охранных функций, ноогеника должна способствовать увеличению многообразия форм жизни путем создания новых видов растений, животных и микроорганизмов. Эти новые виды призваны не только служить источником пищи, кислорода, сырья для промышленности, но и помогать человеку, осуществляя буферные функции, бороться с вредными побочными результатами технического прогресса, способствовать еще более активному освоению неживой природы, сопровождать человека в космических полетах.

Таким образом, ноогеника не ставит целью достижение какого-то постоянного равновесия между человеком и природой, которое в принципе неосуществимо. Ее задача — сознательное управление эволюцией биосферы, включающей человеческое общество в качестве ведущего компонента.

Для рационализации отношений человека и биосферы особенно много делается в СССР. Только за последние годы Верховным Советом СССР приняты такие важные законы, как «Основы земельного законодательства Союза ССР и союзных республик», «Основы законодательства Союза ССР и союзных республик о здравоохранении», «Основы водного законодательства Союза ССР и союзных республик». В союзных республиках приняты специальные законы об охране природы. Энергичные меры предпринимаются для предотвращения загрязнения Каспийского моря, Байкала, бассейнов Волги и Урала. На IV сессии Верховного Совета СССР восьмого созыва (1972) было принято историческое Постановление «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов». В этом Постановлении подчеркивается, что достижения научно-технической революции и мощная база нашей индустрии позволяют в условиях социалистического хозяйствования разумно пользоваться всеми природными богатствами, успешно решать исторически важную задачу — нейтрализовать вредные для природы и человека побочные явления хозяйственной деятельности.

В дополнение к этим документам в 1978 г. было принято Постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О дополнительных мерах по усилению охраны природы и улучшению использования природных ресурсов».

10.2. ПУТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА НА ПРИРОДУ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИЗИС.

Качественно новый этап в развитии биосферы наступил с возникновением человеческого общества. Сначала интенсивность воздействия людей на среду обитания не отличалась от воздействия других организмов. Получая из окружающей среды средства к существованию в таком количестве, которое полностью восстанавливалось за счет естественных процессов биотического круговорота, люди возвращали в биосферу то, что использовалось другими организмами для их жизнедеятельности. Универсальная способность микроорганизмов разрушать органическое вещество, а растений превращать минеральные вещества в органические обеспечивала включение продуктов хозяйственной деятельности людей в биотический круговорот.

В настоящее время человек извлекает из биосферы сырье в значительном и все возрастающем количестве, а современные промышленность и сельское хозяйство производят или применяют вещества, не используемые другими видами организмов, а нередко к тому же и ядовитые. В результате этого биотический круговорот становится незамкнутым. Вода, атмосфера, почвы загрязняются отходами производства, вырубаются леса, истребляются дикие животные, разрушаются природные биогеоценозы.

Возможность нежелательных последствий неконтролируемой человеческой деятельности осознавалась естествоиспытателями уже в конце XVIII (Ж. Л. Л. Бюффон) — первой половине XIX (Ж. Б. Ламарк) века. В настоящее время человечество стоит перед перспективой экологического кризиса, т. е. такого состояния среды обитания, которое вследствие произошедших в ней изменений оказывается непригодной для жизни людей. Ожидаемый кризис по своему происхождению является антропогенным, так как к нему ведут изменения в природе Земли, развивающиеся в связи с воздействием на нее человечества.

По своим последствиям воздействия человеческого общества на среду обитания могут быть положительными и отрицательными. Именно последние привлекают к себе особое внимание. Основные пути воздействия людей на природу заключаются в расходовании естественных богатств в виде минерального сырья, почв, водных ресурсов, загрязнения среды, истреблении видов и разрушении биогеоценозов.

Естественные богатства планеты делятся на невозполняемые и восполняемые. К первым, например, относятся полезные ископаемые, запасы которых ограничены.

Тенденцию в изменениях восполняемых природных ресурсов можно проследить на примере леса. В настоящее время лесом покрыта примерно треть суши (без Антарктиды), тогда как в доисторические времена им было занято не менее 70% суши. Особенно пострадал лес в районах древних цивилизаций. Оголение горных склонов Ливана началось 5000 лет назад, когда по приказу царя Соломона 80 000 египетских дровосеков вырубали для строительства дворца и храмов

роши ливанских кедров на значительной территории. Густые леса Далмации начали интенсивно уничтожать при создании римского флота, а затем при строительстве Венеции. На большей части территории Китая и Индии леса были почти полностью вырублены уже в прошлом тысячелетии.

Уничтожение лесов прежде всего резко нарушает водный режим планеты. Мелеют реки, их дно покрывается илом; что приводит, в свою очередь, к уничтожению нерестилищ и сокращению численности рыб. Уменьшаются запасы грунтовых вод, создается недостаток влаги в почве. Талая вода и дождевые потоки смывают, а ветры, не сдерживаемые лесной преградой, выветривают верхний почвенный слой. В результате возникает эрозия почвы. Древесина, ветви, кора, подстилка аккумулируют минеральные элементы питания растений. Уничтожение лесов ведет к вымыванию этих элементов из почв и, следовательно, падению ее плодородия. С вырубкой лесов гибнут населяющие их птицы, звери, насекомые-энтомофаги. В результате беспрепятственно размножаются вредители сельскохозяйственных культур. Лес очищает воздух от ядовитых загрязнений, в частности, он задерживает радиоактивные осадки и препятствует их дальнейшему распространению, т. е. вырубка лесов устраняет важный компонент самоочищения воздуха. Наконец, уничтожение лесов на склонах гор является существенной причиной образований оврагов и селевых потоков.

Благодаря нерациональному землепользованию человечество потеряло вследствие эрозии почв обширные территории, ставшие практически не пригодными для земледелия. Так, за период, равный примерно 150 годам, в США эрозия привела к резкому снижению плодородия почв на территории, равной 120 млн. га.

Промышленные отходы, пестициды, применяемые для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур, радиоактивные вещества, образуемые при испытании оружия массового уничтожения, загрязняют природную среду. Так, только автомобили в Париже за год выбрасывают в атмосферу около 50 млн. м³ угарного газа, кроме того, каждый автомобиль ежегодно выделяет около 1 кг свинца. Обнаружено, что в организме людей, проживающих вблизи крупных магистралей, содержание свинца повышено. Из-за бесконтрольного использования количество известного инсектицида ДДТ, находящегося в распыленном состоянии на обширных территориях планеты и оказывающего неблагоприятное действие на живые организмы, достигло 1 млн. т. Троекратная обработка инсектицидом, сходным с ДДТ, района живописного озера Клири в США привела к почти полному уничтожению популяции гагар, достигавшей 1000 пар. В 1961 г. в организме жителя США обнаружилось примерно 925 мг хлорорганических соединений.

Считая с 1600 г. человеком было истреблено более 160 видов и подвидов птиц и не менее 100 видов млекопитающих. В настоящее время около 600 видов позвоночных животных находятся на грани полного истребления. К ним относятся киты, австралийские сумчатые (кенгуру), крокодилы, бегемоты, носороги, ряд крупных хищников.

Отдельные виды животных исчезают не только в результате их непосредственного истребления человеком. Между естественными и искусственными биоценозами все время идет борьба за территорию. Но человеческий труд оказывается фактором настолько мощным, что искусственные биоценозы, сами по себе малоустойчивые, тем не менее теснят биоценозы естественные.

Деятельность человека изменяет структуру земной поверхности, отчуждая под сельскохозяйственные угодья, строительство населенных пунктов, коммуникаций, водохранилищ территорию, занимаемую природными биогеоценозами. К настоящему времени указанным образом преобразовано около 20% суши.

К числу отрицательных влияний относится нерегулируемый промысел рыбы, млекопитающих, беспозвоночных, водорослей, изменение химического состава вод, воздуха, почвы в результате сброса отходов промышленности, транспорта и сельскохозяйственного производства.

Положительное влияние выражается в выведении новых пород домашних животных и сортов сельскохозяйственных растений, создании культурных биогеоценозов, а также в выведении штаммов полезных микроорганизмов как основы микробиологической промышленности, развитии прудового рыбного хозяйства, интродукции полезных видов в новых условиях обитания.

Прогнозы будущего человечества с учетом экологических проблем, стоящих перед ним, представляют непосредственный интерес для всего населения Планеты. По мнению экспертов, экологическая ситуация, складывающаяся на Земле, действительно таит в себе опасность серьезных и, возможно, необратимых нарушений биосферы в том случае, если деятельность человечества не приобретет планомерный, согласующийся с законами существования и развития биосферы характер. Вместе с тем расчеты показывают, что человеческое общество не использует значительные резервы биосферы.

Одной из наиболее острых проблем современности является проблема быстрого роста населения Земли. Ежегодный прирост населения в абсолютном исчислении достигает 60—70 млн. человек или примерно 2%, что составит к 2000 году численность в пределах от 4,9 до 6,9 млрд. человек. Площадь поверхности суши на планете равна $1,5 \times 10^{16}$ м², что достаточно для размещения 15—20 млрд. человек со средней плотностью 300—400 человек на 1 км², имеющей место в настоящее время в Бельгии, Нидерландах, Японии.

Растущее население Земли должно быть обеспечено пищей. Известно, что производство продовольствия на душу населения растет медленнее, чем производство энергии, одежды, различных материалов. Многие миллионы людей в слаборазвитых странах испытывают острую нехватку продовольствия. Вместе с тем из всей территории суши, пригодной для земледелия, в среднем по земному шару под сельскохозяйственные угодья занято лишь 41%. При этом на используемой территории, по мнению разных экспертов, получают от 3—4 до 30% от возможного при современном уровне развития агротехники количества продуктов. Причины этого отчасти заключаются в недоста-

точной энерговооруженности сельского хозяйства. Так, в Японии, получая урожай в 5 раз больший, чем в Индии (с 1 га сельскохозяйственных угодий), затрачивают на 1 га в 20 раз больше электроэнергии и в 20—30 раз больше удобрений и пестицидов.

Уже сейчас 30% металлоизделий изготавливается из вторичного сырья. При существующей технологии из месторождений нефти извлекается лишь 30—50% запасов. Выход полезных ископаемых, таким образом, может быть увеличен путем разработки прогрессивных способов добычи. Около 95% энергии получают в настоящее время за счет сжигания ископаемого топлива, 3—4% за счет энергии речного стока и только 1—2% за счет атомного горючего. Использование атомной энергии в мирных целях решает проблему энергетического кризиса.

Раздел III

БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

Глава II

ЭЛЕМЕНТЫ ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ

1.1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ЭКОЛОГИИ

Живые существа, населяющие территории с разнообразными условиями обитания, испытывают на себе влияние последних и сами оказывают действие на окружающую среду. Закономерности взаимоотношений организмов и среды их обитания, законы развития и существования биогеоценозов, представляющих собой комплексы взаимодействующих живых и неживых компонентов в определенных участках биосферы, изучаются специальной биологической наукой — экологией.

Экологические закономерности проявляются на уровне особи, популяции особей, биоценоза (сообщества), биогеоценоза. Биоценозом (сообществом организмов) называется пространственно ограниченная ассоциация взаимодействующих растений и животных, в которой доминируют определенные виды или физический фактор. Предметом экологии, таким образом, являются физиология и поведение отдельных организмов в естественных условиях обитания (аутоэкология), рождаемость, смертность, миграции, внутривидовые отношения (динамика популяций), межвидовые отношения, потоки энергии и круговороты веществ (син-экология).

К основным методам экологии относятся полевые наблюдения, эксперименты в природных условиях, моделирование процессов и ситуаций, встречающихся в популяциях и биоценозах, с помощью вычислительной техники.

Среда — это вся совокупность элементов, которые действуют на особь в месте ее обитания. Элемент среды, способный оказывать прямое влияние на живой организм хотя бы на одной из стадий индивидуального развития, называется экологическим фактором. В соответствии с распространенной и удобной классификацией экологические факторы делят на биотические и абиотические, хотя указанное деление до некоторой степени условно. Абиотический фактор температура может, например, регулироваться изменением состояния популяции организмов. Так, при снижении температуры воздуха ниже 13°C интенсифицируется двигательная активность пчел, что повышает температуру в улье до 25—30°C. Учитывая социальную сущность человека, проявляющуюся в его активном отношении к природе, целесообразно выделить также антропогенных экологических факторов. По

мере роста народонаселения и технической вооруженности человечества удельный вес антропогенных экологических факторов неуклонно возрастает.

Согласно другой классификации различают первичные и вторичные периодические и непериодические экологические факторы. С действием первичных факторов жизнь столкнулась на ранних стадиях эволюции. К ним относятся температура, изменение положения Земли по отношению к Солнцу. Благодаря им в эволюции возникла суточная, сезонная, годовая периодичность многих биологических процессов. Вторичные периодические факторы являются производными первичных факторов. Например, уровень влажности зависит от температуры, поэтому в холодных областях планеты атмосфера содержит меньше водяных паров. Непериодические факторы действуют на организм или популяцию эпизодически, внезапно. К ним относят стихийные силы природы — извержение вулкана, ураган, удар молнии, наводнение, а также хищник, настигающий жертву, и охотник, поражающий цель. Благодаря многообразию экологических факторов наблюдается закономерное расселение видов по планете. Колебания интенсивности их действия проявляются в исчезновении некоторых видов с определенных территорий, изменении плотности популяций, показателей рождаемости, смертности. Под влиянием экологических факторов в эволюции сложились такие адаптивные модификации, как зимняя или летняя спячка, диапауза.

Любая особь, популяция, сообщество испытывают одновременное воздействие многих факторов, но лишь некоторые из них являются жизненно важными. Такие факторы называются **лимитирующими**, и их отсутствие или наличие концентрации ниже и выше критических уровней делает невозможным освоение среды организмами определенного вида. На рис. 163 представлены типы растительности в зависимости от структуры почвы и особенностей климата, выполняющих функцию лимитирующих факторов. Благодаря наличию лимитирующих экологических факторов для каждого биологического вида существуют **оптимум** и **пределы выносливости**. Так, устрицы наилучшим образом развиваются в воде с содержанием солей 1,5—1,8%. При снижении концентрации солей до 1,0% более 90% личинок погибает в течение двух недель, а при концентрации 0,25% все поголовье их гибнет за одну неделю. Повышение концентрации соли по сравнению с оптимальной величиной также оказывает неблагоприятное действие на устриц. В общем виде зависимость выживаемости организмов определенного вида от интенсивности лимитирующего экологического фактора представлена графически на рис. 164. Взаимодействие нескольких экологических факторов усложняет картину. Так, некоторые виды тропических орхидей в природе при относительно высокой температуре воздуха растут только в тени. При искусственном понижении температуры окружающего воздуха они прекрасно развиваются в условиях прямой инсоляции.

Способность вида осваивать разные среды обитания выражается величиной **экологической валентности**. Виды с малой

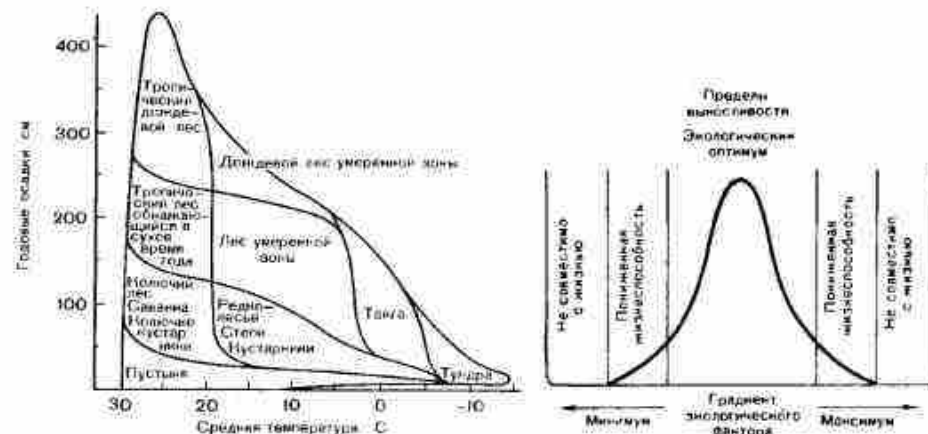


Рис. 163. Типы растительности в зависимости от климата.

Рис. 164. Выживаемость вида в зависимости от интенсивности действия экологического фактора.

экологической валентностью называются **стенотопными**, с большой — **эвритопными**. Эвритопные виды могут быть представлены несколькими экотипами — разновидностями, приспособленными к выживанию в средах, различающихся по некоторым факторам. Так, сложноцветное растение тысячелистник (*Achillea millefolium*) образует равнинные и горные экотипы. При выращивании горного экотипа в равнинных условиях растения сохраняют присущие им особенности на протяжении ряда поколений.

11.2. КОНЦЕПЦИЯ БИОГЕОЦЕНОЗА

Всю полноту взаимодействий и взаимозависимости живых существ и элементов неживой природы в области распространения жизни отражает концепция биogeоценоза (В. Н. Сукачев).

К понятию биogeоценоза близко по смыслу понятие экосистемы, которое введено в науку английским ботаником А. Тенсли в 1935 г. В отличие от биogeоценозов, границы которых задаются рамками растительных сообществ (фитоценозов), экосистемы не имеют определенного объема и могут охватывать пространства разной протяженности — от капли воды или аквариума до океана или всей поверхности планеты.

Биogeоценоз — это динамическое и устойчивое сообщество растений, животных и микроорганизмов, находящееся в постоянном взаимодействии и непосредственном контакте с компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы. Биogeоценоз состоит из биотической (биоценоз) и абиотической (экотоп) части, которые связаны непрерывным обменом веществом и представляет собой энергетически и

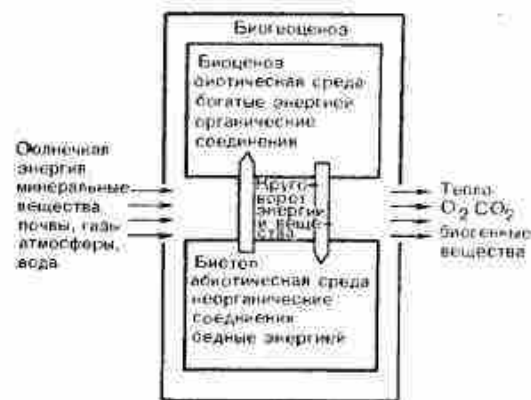


Рис. 165. Схема круговорота энергии и веществ в биогеоценозе (экосистеме).

2) автотрофные организмы — продуценты биотических органических веществ; 3) гетеротрофные организмы — потребители (консументы) готовых органических веществ первого (растительоядные животные) и следующих (плотоядные животные) порядков; 4) детритоядные организмы — разрушители (деструкторы), разлагающие органическое вещество.

Особая роль в экономике биогеоценоза принадлежит цепям или сетям питания (рис. 166). Они составляют трофическую структуру, по которой происходит перенос энергии и круговороты веществ. Пищевая цепь состоит из ряда трофических уровней, последовательность которых соответствует направлению потока энергии. Первичным источником энергии служит солнечное излучение, энергия которого составляет $4,6 \times 10^{26}$ Дж/с ($1,1 \times 10^{26}$ кал/с). 1/2 000 000 часть этого количества энергии достигает поверхности Земли, при этом 1,0—2,0% ассимилируется растениями, 30—70% поглощенной энергии используется ими для обеспечения собственной жизнедеятельности и синтеза органических веществ.

Эффективность, с которой растения ассимилируют солнечную энергию, оценивается величиной первичной продуктивности. В разных биогеоценозах эта величина различна.

Энергия, накопленная в растительной биомассе, составляет чистую первичную продукцию биогеоценоза. Фитобиомасса используется в качестве источника энергии и материала для создания биомассы потребителей первого порядка — растительноядных животных и далее по пищевой цепи. Количество энергии, расходуемой на поддержание собственной жизнедеятельности, в цепи трофических уровней растет, а продуктивность падает. Обычно продуктивность последующего трофического уровня составляет не более 5—20% предыдущего. Это находит отражение в соотношении на планете биомасс растительного и животного про-

вещественно открытую систему (рис. 165). В него поступают энергия солнца, минеральные вещества почвы и газы атмосферы, вода. Из него выделяются тепло, кислород, углекислый газ, биогенные вещества, переносимые водой, перегной. Основными функциями биогеоценоза являются поток энергии и круговороты веществ.

Биогеоценоз содержит следующие обязательные компоненты: 1) абиотические неорганические и органические вещества среды;

исхождения. Так, суммарная биомасса организмов, обитающих на суше, составляет примерно 3×10^{12} т. Лишь 1—3% этого количества приходится на зообиомассу. Масса живого вещества, приходящегося на людей, составляет около 0,0002% от суммарной массы живого вещества планеты. Объем энергии, необходимой для обеспечения жизнедеятельности организма, растет с повышением уровня морфофункциональной организации. Соответственно количество биомассы, создаваемой на более высоких трофических уровнях, снижается. Так, в разных биогеоценозах 95—99,5% зообиомассы приходится на беспозвоночных животных. Прогрессивное снижение ассимилированной энергии в ряду трофических уровней находит отражение в структуре экологических пирамид (рис. 167). Продукция живого вещества растительноядными животными составляет в данном случае 12,5%, а человеком — 0,6% продукции растений. Снижение количества доступной энергии на каждом последующем трофическом уровне сопровождается уменьшением биомассы и численности особей. Таким образом, пирамиды биомассы и численности организмов для данного биогеоценоза повторяют в общих чертах конфигурацию пирамиды продуктивности.

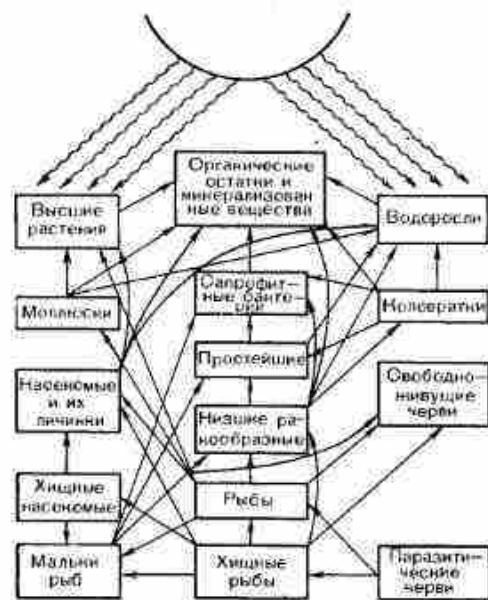


Рис. 166. Схема простейшей пищевой цепи. Стрелки направлены к источнику пищи.

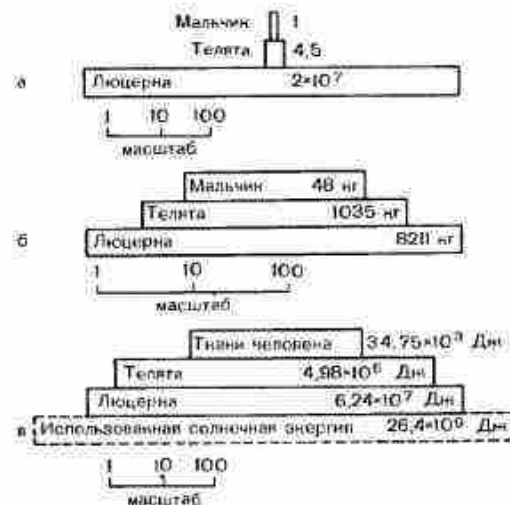


Рис. 167. Экологические пирамиды. а — численность, б — биомасса, в — энергия. Расчеты выполнены, исходя из допущения, что мальчишка потребляет в пищу только телатину, а телата — люцерну.

Размеры биогеоценозов, выделяемых экологами, различны. Совокупности определенных биогеоценозов образуют главные природные экосистемы, имеющие глобальное значение в обмене энергии и вещества на планете, к которым относятся: 1) тропические леса; 2) леса умеренной климатической зоны; 3) пастбищные земли (степь, саванна, тундра, травянистые ландшафты); 4) пустыни и полупустыни; 5) озера, болота, реки, дельты; 6) горы; 7) острова; 8) океан.

Понятие биогеоценоза применимо к хозяйственным уголкам, создаваемым человеком, — пашням, лесопосадкам, паркам, прудам, водохранилищам. Их называют агробиогеоценозами или культурбиогеоценозами. Благодаря целенаправленному вмешательству человека, создающему благоприятные условия для произрастания культурных растений путем вспашки, рыхления почвы, прополки сорняков, внесения ядохимикатов, удобрений, агробиогеоценозы существенно отличаются от природных биогеоценозов по видовому составу, показателям вещественно-энергетического обмена, устойчивости к внешним воздействиям.

11.3. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗА (СООБЩЕСТВА)

Главной частью биогеоценоза, от состояния которой зависят его существование и изменения во времени, служит биоценоз. Биоценозы отличаются по видовому составу, и важнейшей их характеристикой является постоянное прямое или опосредованное взаимодействие популяций организмов друг с другом. Влияние любой популяции распространяется до экологически отдаленных элементов биоценоза через взаимодействие с конкурентами, хищниками, жертвами. Так, насекомоядные птицы не оказывают прямого действия на растения, но, снижая численность насекомых, питающихся листьями или опыляющих растения, они тем самым воздействуют на воспроизведение фитобиомассы. Последнее существенно для состояния популяций и продуктивности растительных животных, хищников, паразитов. Экологические влияния отдельной популяции распространяются в биоценозе во всех направлениях, но по мере прохождения последовательных звеньев в цепи взаимодействия интенсивность влияния ослабевает.

Показателями структуры и функционирования биоценозов служат их видовой состав, число трофических уровней, первичная продуктивность, интенсивность потока энергии и круговоротов веществ. Структура биоценозов складывается в процессе эволюции, причем каждый вид организмов эволюционирует таким образом, чтобы занять в биоценозе определенное место. Совместное историческое развитие многих видов на одной территории способствует их специализации к использованию лишь части наличных пищевых ресурсов и ограниченному местообитанию. В результате достигается состояние взаимоприспособленности видов друг к другу или коадаптации, которая служит обязательным условием стабильности биоценоза.

В качестве примера рассмотрим ситуацию, возникшую в искус-

ственном озере Гатун, которое образовалось в начале текущего столетия в зоне Панамского канала. В течение нескольких десятилетий биоценоз озера отличался стабильностью благодаря коадаптации организмов основной пищевой цепи: фитопланктон — зоопланктон — планктоноядные рыбы. Последние, поедая зоопланктон, снижали его численность, что способствовало поддержанию количества фитопланктона на достаточно высоком уровне. В 1967 г. случайно в озеро была интродуцирована хищная, прожорливая рыба туканаре. Она быстро сократила численность планктоноядных рыб, что привело к размножению зоопланктона и сокращению количества фитопланктона. Одновременно снизилась численность обитающих на озере крачек и зимородков, питающихся рыбой, и повысилась численность комаров, личинки которых прежде поедались рыбой. Таким образом, появление нового вида вызвало серьезные нарушения в экономике биоценоза озера и дестабилизировало его структуру. В дальнейшем по мере развития коадаптации при измененном видовом составе стабильность биоценоза может восстановиться. Состояние коадаптации достигается даже между видами-антагонистами: хищником и жертвой, хозяином и паразитом. В биоценозах обнаруживаются все возможные виды взаимодействия тех организмов, которые их образуют. К ним относятся мутуализм, внутри- и межвидовая конкуренция, хищничество, паразитизм.

11.4. ИЗМЕНЕНИЕ БИОЦЕНОЗОВ ВО ВРЕМЕНИ

Любая территория, пригодная к жизни по набору абиотических факторов, заселяется. Этот процесс называется сукцессией. В соответствии с трофической структурой биоценоза первостепенная роль в освоении новых местообитаний принадлежит растительным организмам. Развитие растительности в местообитаниях, в которых прежде растений не было, обозначают как первичную сукцессию, а в местах с предсуществовавшим, но разрушенным растительным покровом — как вторичную сукцессию.

В процессе сукцессии изменяются видовой состав биоценоза и характеристики местообитания. Сукцессия завершается климаксом — образованием сообщества, видовой состав которого в дальнейшем изменяется незначительно. Скорость сукцессии по мере приближения к состоянию климакса снижается. Процесс прекращается, когда добавление или исключение видов не приводит к изменению среды развивающегося биогеоценоза, т. е. по достижении климакса между элементами биоценоза и физической средой устанавливается равновесие.

Из наблюдений за заселением песчаных дюн или вновь образованных потоков лавы в результате первичной сукцессии, а также вырубок или заброшенных пашен в результате вторичной сукцессии следует, что для достижения состояния климакса требуется соответственно 1000 или 200 лет. В качестве примера приводим схему первичной и вторичной сукцессии после пожаров в районе озера Верхнее, штат Мичиган (рис. 168). Климаксные сообщества, возникающие в результате сукцес-

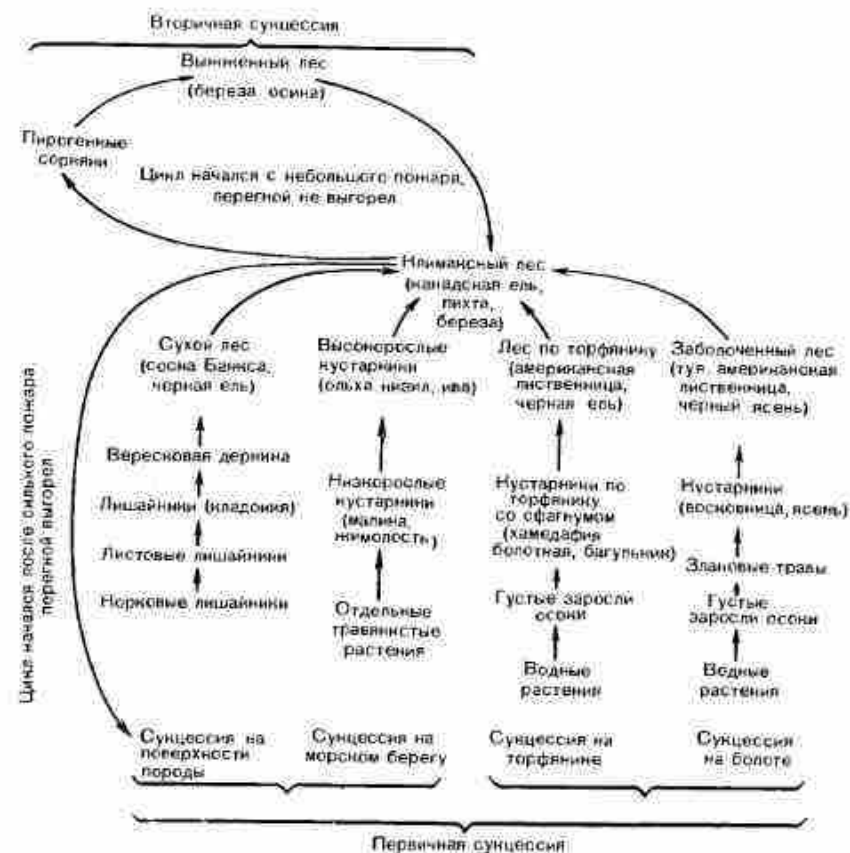


Рис. 168. Первичная и вторичная сукцессия после пожаров разной силы в районе озера Верхнее.

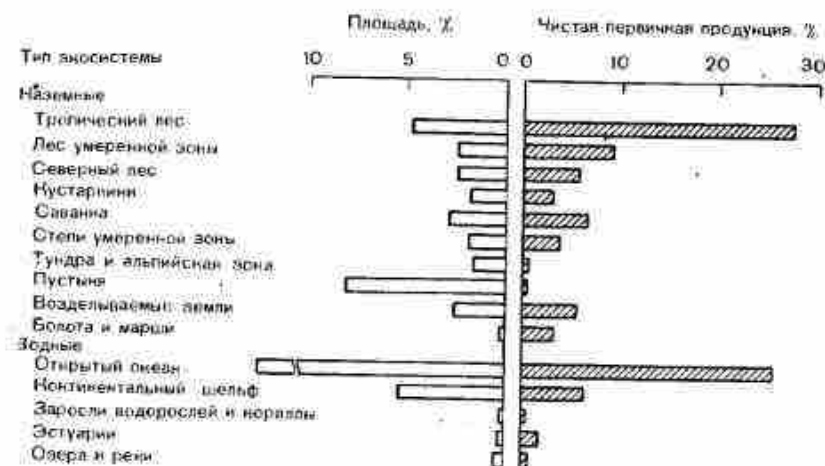


Рис. 169. Площадь поверхности и годовая продукция главных биогеекоценозов (экосистем). Площадь и первичная продукция даны в процентах от соответствующих величин для всего земного шара.

сии разных местообитаний, различаются по производимой биомассе: тропический лес, леса умеренной зоны, болота. Максимальный объем биомассы ограничивается климатом соответствующего района.

Сукцессия проявляется также в саморазвитии биогеоценозов и постепенной смене видового состава растений, животных и микроорганизмов, изменении показателей продуктивности, численности организмов. Примером такой сукцессии служит зарастание водоемов.

Последовательное отмирание и придонное отложение мелких планктонных организмов, донных водорослей, водоплавающих растений, сопровождаемые сменой преобладающих видов животных и микроорганизмов обуславливают смену водных биогеоценозов на биогеоценозы болотного типа.

Климатические сообщества характеризуются состоянием устойчивого равновесия, что проявляется в их способности возвращаться в исходное состояние после кратковременных внешних воздействий, изменяющих условия существования, а также противостоять этим воздействиям. Так, в одном из климатических биогеоценозов при временном понижении осадков на 50% до сравнению с их обычным количеством продукция фитобиомассы снижалась на 25%, а численность популяций растительноядных — всего на 10%. Устойчивость таких сообществ зависит как от гомеостатических реакций организмов и популяций, так и от условий физической среды. В приведенном примере она могла быть обусловлена запасом влаги в почве и реакцией растений на засуху. Устойчивость сообщества растет с повышением видового разнообразия и увеличением биомассы.

Главные природные климатические сообщества, в частности сухопутные (рис. 169), отличаются значительной биомассой, но малой первичной продуктивностью. В наиболее продуктивных из них в реакциях фотосинтеза используется всего 1—2% солнечной энергии. В связи с этим они не дают достаточно продукции, чтобы прокормить растущее человечество.

Обратные соотношения — относительно малая биомасса и высокая первичная продуктивность — свойственны агробиогеоценозам, которые в силу этого экономически выгодны. Однако без постоянного ухода и защиты со стороны человека они обречены на быструю смену природными биогеоценозами.

11.5. ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ НА ИЗМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИТУАЦИИ

Для большинства видов экологический оптимум биологической активности ограничен жесткими рамками. Сохранение должного уровня биологической активности, несмотря на колебания интенсивности экологических факторов, обеспечивается гомеостатическими механизмами на уровне особи или популяции. У видов-конформистов в ответ на смену экологической ситуации происходят изменения определенных структурных и физиологических параметров. Виды-регуляторы противостоят колебаниям среды,

поддерживая постоянство своей собственной среды. Типичными конформистскими являются пойкилотермные, а регуляторами — гомойотермные животные, хотя, строго говоря, в природе нет абсолютных конформистов и регуляторов.

Примером реакции конформистского типа на изменение условий окружающей среды, наблюдаемой у человека, служит увеличение частоты дыхания и сердечных сокращений при восхождении на высокую гору. Пребывание в горах в течение нескольких дней включает другой, долгосрочный, гомеостатический механизм — увеличение количества эритроцитов. Это увеличивает концентрацию кислорода в крови и позволяет человеку вернуться к обычному уровню активности. В высокогорных популяциях структурно-функциональные приспособления к сниженному парциальному давлению кислорода, например увеличенное содержание гемоглобина и эритроцитов, обнаруживаются не только у взрослых, но и у детей, что указывает на стойкое воспроизведение гомеостатических механизмов в ряду поколений. Сопоставление популяций кечуа и аймара из высокогорных районов Перу с их равнинными сородичами, переселившимися в горы относительно недавно, показало, что содержание гемоглобина у мигрантов ниже.

Биологические механизмы упомянутых гомеостатических реакций различны. Предполагают, что характер реакции организма или популяции в значительной мере зависит от скорости нарастания и продолжительности действия изменения среды. При внезапных отклонениях в среде организм использует быстрые, но кратковременные физиологические или поведенческие реакции, основанные на принципе обратной связи. Сохранение ситуации в течение длительного времени приводит к преходящим изменениям определенных физиологических процессов в пределах нормы реакции организма. Действие необычных условий на популяцию в течение многих поколений приводит к соответствующим изменениям ее генофонда. В таком случае приспособительный комплекс признаков складывается в процессе индивидуального развития и характеризует определенный экотип организмов данного вида. Последнее находит отражение в экологических правилах К. Бергмана (1847) и Д. Аллена (1906). Согласно правилу Бергмана размер тела животных теплокровного политипического вида с понижением температуры среды увеличивается. В соответствии с правилом Аллена в условиях жаркого климата у теплокровных животных наблюдается тенденция к увеличению размеров выступающих частей тела по сравнению с особями того же вида, проживающими в районах с холодным климатом.

Приспособления, компенсирующие периодические и аperiodические колебания условий среды, многообразны. Кроме поведенческих, физиологических, морфогенетических реакций, отмеченных выше, к ним относятся особенности морфологии организмов, способствующие экономии или рассеиванию энергии, диапауза, спячка, определенный ритм суточной активности, сезонные миграции, запасание пищи.

Глава 12

ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ ЧЕЛОВЕКА

В настоящее время термином «экология человека» обозначают комплекс полностью еще не очерченных вопросов, касающихся взаимодействия человека с окружающей средой. Главной особенностью экологии человека как самостоятельной области науки служит ее междисциплинарный характер, так как в ней сходятся социологические, философские, географические, естественнонаучные, медико-биологические проблемы. Экология человека изучает закономерности возникновения, существования и развития антропоэкологических систем, которые представляют собой сообщество людей, находящееся в динамической взаимосвязи со средой и удовлетворяющее благодаря этому свои потребности.

Размеры таких систем различны в зависимости от численности и характера организации человеческих популяций. Это могут быть изоляты, демы, нации, наднациональные ассоциации, различающиеся по способу производства, укладу жизни, наконец, человечество в целом. Большое значение в определении размера антропоэкологической системы имеют природные условия. Наиболее многочисленные современные популяции, объединяющие более 80% человечества, обитают на 44% суши в области тропических лесов и саванн, а также в зоне умеренного пояса с кустарниковой растительностью или смешанными лесами. Напротив, на засушливых землях и в зоне пустынь, на которые приходится 18% суши, размещено 4% населения.

Главной отличительной чертой антропоэкологических систем по сравнению с природными экосистемами служит наличие в их составе человеческих сообществ, которым в развитии всей системы принадлежит доминирующая роль. Сообщества людей различаются по способу производства материальных ценностей и структуре социально-экономических отношений, от которых зависят способ организации труда, объем и способ распределения производимой продукции между членами сообщества. Активностью сообществ людей на занимаемой территории определяется уровень воздействия их на окружающую среду. Развивающиеся сообщества (например, в период индустриализации) характеризуются наряду с ростом численности населения, увеличением потребностей его в продуктах питания, сырье, водных ресурсах, размещении отходов. Это повышает нагрузку на природную среду, интенсифицирует использование биотических и абиотических факторов.

В процессе существования антропоэкологических систем взаимодействие людей и природной среды осуществляется по двум главным направлениям. Во-первых, происходит изменение биологических и социальных показателей отдельных индивидуумов и сообщества в целом, направленные на удовлетворение требований, предъявляемых человеку средой. Во-вторых, осуществляется перестройка самой среды для удовлетворения требований человека. На протяжении истории человечества соотношение названных изменений менялось в сторону преобладающей роли второго направления. Естественная среда, в которой зарождалось человечество, в результате перехода к культурно-

му земледелию и скотоводству уступила место частично очеловеченной среде сельских жителей. С возникновением городов современного типа произошел переход к существованию сообществ людей в полностью очеловеченной среде, границы распространения которой неуклонно расширяются.

Общим результатом биологических и социальных процессов в антропоэкологических системах служит индивидуальная и групповая приспособленность человеческих сообществ к жизни в средах обитания, различающихся по природным условиям, формам хозяйствования и культуры. Особенность такой приспособленности в отличие от приспособленности к среде популяций любых других живых организмов состоит в том, что человек адаптируется к условиям жизни не только физиологически, но прежде всего экономически, технически, эмоционально. Различные стороны и направления индивидуальной и групповой адаптации человека, вся совокупность условий жизни и экологических связей людей являются предметом изучения экологии человека. Именно это делает ее междисциплинарной наукой. В курсе биологии допустимо ограничиться рассмотрением отдельных вопросов, имеющих непосредственное отношение к задачам охраны здоровья людей. Среди них важное значение принадлежит биологической изменчивости популяций людей в связи с биогеографическими особенностями среды, а также медико-биологической характеристике антропогенных экологических систем. Экологические вопросы паразитологии включены в соответствующий раздел учебника и излагаются ниже.

12.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЛЮДЕЙ

Человек в среде обитания, с одной стороны, является объектом действия экологических факторов, с другой — сам оказывает воздействие на среду. И как объект приложения экологических факторов, и как самостоятельный экологический фактор он характеризуется важными особенностями.

Отличительная черта человека как экологического фактора заключается в осознанности, целенаправленности и массированности действия на природу. Ф. Энгельс писал: «животное только *пользуется* внешней природой и производит в ней изменения просто в силу своего присутствия; человек же вносимыми им изменениями заставляет ее служить своим целям, *господствует* над ней». Любой биологический вид имеет ограниченные энергетические ресурсы, что лимитирует его воздействия на среду. Зеленые растения используют энергию Солнца. Все другие существа — часть энергии органических веществ, образуемых организмами предшествующего трофического уровня. Человечество в процессе трудовой и интеллектуальной деятельности расширяет круг доступных источников энергии вплоть до использования ядерных и термоядерных реакций. Это позволило людям преодолеть естественные ограничения роста их численности. Прирост народонаселения, энерго-

обеспеченности, технической вооруженности людей создает предпосылки для заселения любых экологических ниш. Человечество представляет собой единственный на Земле вид с всеветным распространением, что превращает человека в экологический фактор с глобальным распространением влияния. Благодаря воздействию на все главные компоненты биосферы влияние человечества достигает самых отдаленных экологических зон планеты. Печальным примером этому служит, в частности, обнаружение ДДТ в печени пингинов и тюленей, отловленных в Антарктиде, где никогда ни один из инсектицидов не применялся. Еще одна особенность человека как экологического фактора заключается в активном, творческом характере его деятельности. Энергия, которой манипулируют люди, обращается ими на изменение среды обитания. Экологический оптимум существования человека на основе его биологических механизмов ограничен, и возможность широкого расселения достигается не путем изменения людьми их собственной биологии, а путем создания очеловеченной среды.

Созданием вокруг себя искусственной среды обуславливается также и специфика человека как объекта действия экологических факторов. Это действие всегда опосредовано результатами производственной деятельности людей: «Труд есть прежде всего процесс, совершающийся между человеком и природой, в котором человек своей собственной деятельностью опосредует, регулирует и контролирует обмен веществ между собой и природой». Естественные экосистемы вытесняются антропогенными экосистемами, абсолютно доминирующим экологическим фактором которых является человек.

Обобщенное представление о среде обитания людей дает рис. 170. Она включает биоприродный и социально-культурный компоненты или естественную и искусственную среды. В естественной и искусственной средах человек представлен как социальное существо.

Факторы естественной и искусственной среды оказывают на человека постоянное действие. Результаты действия природных факторов, различающихся в разных районах обитаемой части Планеты, на протяжении истории человечества проявляются в настоящее время в



Рис. 170. Среда жизни человека.

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Изд. 2-е, т. 20, с. 495.

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Изд. 2-е, т. 23, с. 188.

экологической дифференциации населения земного шара, подразделении его на адаптивные типы. Результатом действия социальных факторов служит образование и закономерная смена в историческом развитии хозяйственно-культурных типов в сообществах людей, которые представляют собой комплекс хозяйства и культуры, характеризующий народы, различающиеся по происхождению, но обитающие в сходных природно-ресурсных условиях и находящиеся на одинаковом социально-экономическом уровне.

В настоящее время на планете сосуществуют различные по времени возникновения, производительности труда, благосостоянию и демографическим показателям населения хозяйственно-культурные типы сообществ людей. В ограниченном числе сохраняется «присваивающий» тип с преобладанием экономической роли охоты, рыболовства, собирательства (пигмеи-охотники на территории Заира, племена аэта, кубу, обитающие в лесах Юго-Восточной Азии, отдельные группы индейцев в бассейне реки Амазонки). Достаточно широко представлены хозяйственно-культурные типы, экономическую основу которых составляют ручное (мотыжное) или плужное (пашенное) земледелие и скотоводство. В связи с научно-технической революцией в промышленно развитых странах сложились хозяйственно-культурные типы с высокоразвитым товарным земледелием и животноводством.

Формирование хозяйственно-культурных типов зависит от естественной среды обитания людей. Эта зависимость была наиболее сильна на ранних стадиях развития человеческого общества. Однако уже тогда и особенно в более поздние периоды развития человечества зависимость формирования хозяйственно-культурных типов от природных условий опосредовалась уровнем социально-экономического развития народа. На всех этапах истории общество активно приспосабливает природу к собственным нуждам. Инструментом такого приспособления, связующим звеном между естественной и очеловеченной средой служит трудовая деятельность людей, в процессе которой человек создает хозяйственную и культурную среду, от которой зависят образ жизни, показатели здоровья, структура заболеваемости.

Среда обитания человека представляет собой сложное переплетение взаимодействующих естественных и антропогенных экологических факторов, набор которых различается в разных природно-географических и экономических регионах планеты. В таких условиях необходим единый интегральный критерий качества среды с точки зрения ее пригодности для обитания человека. Согласно Уставу Всемирной Организации Здравоохранения, принятому в 1968 г., этим критерием служит состояние здоровья населения. В исследованиях по экологии человека термин «здоровье» используется в широком смысле как показатель полного физического и душевного благополучия.

Главная линия развития экологии человека в настоящее время нацелена на решение проблем управления средой, выработку путей рационального природопользования, оптимизации условий жизни людей в различных антропоэкологических системах.

12.2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА

Искусственная среда способствует нивелировке прямого воздействия природных экологических факторов на человека. Степень этой нивелировки, будучи в настоящее время в экономически развитых странах значительной, различалась в разные периоды развития человечества. Эра технической революции по времени занимает в летописи человеческого общества менее 1%. Эра научно-технического прогресса началась в текущем столетии. Таким образом, на протяжении большей части истории вида Человек разумный климатический, алиментарный, геохимический, биологический, в частности, микробный и паразитарный, факторы естественной среды продолжали оказывать серьезное воздействие на популяции людей, не совпадающее по направлению в разных частях Ойкумены. Последствия этого давления сохраняются в современном человечестве в виде наличия адаптивных типов людей.

Адаптивный тип представляет собой норму биологической реакции на преобладающие условия обитания и проявляется в развитии комплекса морфофункциональных, биохимических, иммунологических признаков, обуславливающих лучшую биологическую приспособленность человека к определенной физической среде. Комплекс признаков, свойственный конкретному адаптивному типу, не зависит от расовой и этнической принадлежности популяции. Так, приспособления к жизни в условиях хронической гипоксии обнаруживаются у аборигенов Арктики и жителей высокогорья. В комплексы признаков адаптивных типов из разных географических зон входят общие и специфические элементы. К первым относят, например, показатели костно-мышечной массы тела, количество иммунных белков сыворотки крови человека. Такие элементы повышают общую сопротивляемость организма к неблагоприятным условиям среды. Специфические элементы отличаются разнообразием и тесно связаны с преобладающими условиями в данном месте обитания — гипоксией, жарким и холодным климатом. Именно их сочетание служит основанием к выделению адаптивных типов: арктического, тропического, зоны умеренного климата, высокогорного, пустынь и полупустынь и др.

Особенности природной среды Арктики и Антарктики заключаются в постоянно низких температурах воздуха, отсутствии лесов, скудной растительности тундр и лесотундр. Животный мир довольно богат и представлен рыбой, морскими млекопитающими, арктическими видами животных — лис, медведей, зайцев, поэтому пища богата белками и жирами, но бедна углеводами. Кроме того, существует очевидная зависимость количества добываемой пищи от сезона. Летом в ежедневный рацион жителей входят ягоды, молодые побеги карликовых деревьев. Организм человека в достаточном количестве получает железо, витамины А, В, С, D. Воздух и почва в Антарктиде и Заполярье содержат мало микроорганизмов.

Из перечисленных факторов наибольшее влияние на формирование комплекса признаков арктического адаптивного

ти па оказали, по-видимому, холодный климат и преимущественно животная пища. Арктическому комплексу признаков свойственны относительно сильное развитие костно-мышечного компонента тела, большие размеры грудной клетки, высокий уровень гемоглобина, относительно большое пространство, занимаемое костным мозгом, повышенное содержание минеральных веществ в костях, высокое содержание в крови белков, холестерина, повышенная способность окислять жиры. Среди аборигенов Арктики почти не встречаются лица с астеническим телосложением. В целом арктический тип характеризуется усиленным энергетическим обменом, который отличается стабильностью показателей в условиях переохлаждения. Имеют свои особенности и механизмы терморегуляции. Так, при одинаковой степени охлаждения у канадских индейцев резко падает температура кожи, но уровень обмена веществ меняется незначительно, а у пришлого белого населения наблюдается меньшая степень снижения кожной температуры, но появляется сильная дрожь, т. е. интенсифицируется обмен.

В тропиках и субтропиках располагается чуть ли не большая часть Ойкумены. Этот регион отличается в целом экстремальным количеством тепла и влаги, большей или меньшей сглаженностью сезонных колебаний условий обитания. Вместе с тем благодаря особенностям рельефа наблюдается значительная контрастность распределения тепла и влаги — массивы влажных лесов нередко соседствуют с засушливыми плато, обширными равнинами и редколесьем. В экваториальной и субэкваториальной областях сосредоточены огромные количества растительной биомассы. Влажные тропические леса относительно бедны животными, тогда как в субтропиках животный мир разнообразен и включает крупных стадных животных, издавна используемых человеком как объект охоты. К преобладающим экологическим факторам, под влиянием которых формировался комплекс признаков тропического адаптивного типа, относятся жаркий и влажный климат, рацион с относительно низким содержанием животного белка. Свое влияние оказало также большое разнообразие экологических условий от района к району.

В субтропической и тропической областях наблюдается исключительно широкая вариабельность групп населения в расовом, этническом и экономическом отношениях. Это проявляется в поразительном размахе изменчивости, например по соматическим признакам. Так, именно здесь проживают самые низкорослые и самые высокорослые племена. Пределы этой изменчивости таковы, что в них укладываются все известные ныне человеческие популяции. Тем не менее преобладающие экологические факторы, особенно климатический, способствовали образованию определенного комплекса морфофизиологических признаков обитателей тропиков и субтропиков Африки. К характерным признакам негроидов относятся удлиненная форма тела, сниженная мышечная масса. У них наблюдается относительно уменьшение массы тела при увеличении длины конечностей, уменьшение окружности грудной клетки, более интенсивное потоотделение за счет повышенного количества потовых желез на 1 см² кожи, низкие показатели основного

обмена и синтеза жиров, понижена в крови концентрация холестерина. Антропологическое изучение современных обитателей зоны умеренного климата под углом зрения формирования биологических механизмов адаптации к природным условиям затруднено, так как большая часть населения проживает в промышленно развитых странах с большой долей городского населения. Результаты наблюдения позволяют, однако, говорить о том, что и в этом случае в процессе исторического развития человеческих популяций сформировался комплекс признаков, соответствующий особому адаптивному типу умеренного пояса. По соматическим показателям, уровню основного обмена население умеренного пояса занимает промежуточное положение между коренными жителями арктического и тропического регионов. Это соответствует условиям биогеографической среды в зоне умеренного климата. Для нее характерны неравномерное распределение районов, отличающихся по количеству тепла и влаги, типу растительности (от сухих степей и полупустынь до тайги), богатству животного мира. Вместе с тем температура и влажность воздуха здесь не достигают экстремальных величин, хорошо выражен сезонный ритм биоклиматических условий.

Условия высокогорья для человека во многих отношениях экстремальны. Их характеризует низкое атмосферное давление, сниженное парциальное давление кислорода, холод, относительно однообразие пищи. Основным экологическим фактором формирования горного адаптивного типа явилась, по-видимому, гипоксия. У жителей высокогорья независимо от климатической зоны, расовой и этнической принадлежности наблюдается повышенный уровень основного обмена, относительное удлинение длинных трубчатых костей скелета, расширение грудной клетки, повышение кислородной емкости крови за счет увеличения количества эритроцитов, содержания гемоглобина и относительной легкости его перехода в оксигемоглобин.

В процессе исторического развития, осваивая новые местообитания, различающиеся преобладающими условиями географической среды, человечество подвергалось экологической дифференциации. Адаптивные типы формировались независимо от расы в связи с конкретными экологическими задачами на основе резерва приспособительных механизмов вида, соответствующих его генофонду. Выделение этих типов не носило черт экологической специализации, о чем свидетельствует возможность проживания людей одного адаптивного типа на территории, которой в большей степени отвечает комплекс признаков другого адаптивного типа. Скорее процесс заключался в образовании популяций, генофонды которых соответствовали местным условиям лучше, чем генофонд вида в целом. В пользу такого объяснения говорят результаты метисации, например, между русскими и бурятами.

Предполагается, что в период заселения русскими Забайкалья процесс метисации с местным населением был интенсивным. Русские из Европейской части СССР характеризуются по сравнению с бурятами несколько иными пропорциями тела, а также сниженным процентом лиц, ощущающих вкус фенилтиокарбамида. В настоящее время вследствие метисации произошло сближение потомков русских

старожилов Сибири, мигрировавших в XVII в., с бурятами по пропорциям тела, повышение числа русских и уменьшение числа бурятов, ощущающих вкус фенилтиокарбамида, среди жителей Баргузинской котловины в Сибири.

Особенности определенного адаптивного типа формируются в эмбриогенезе. Так, различия в пропорциях тела между негроидами и европеоидами вполне заметны к концу внутриутробного периода развития.

Наличие различных адаптивных типов свидетельствует о значительной экологической изменчивости человека, которая послужила, по видимому, одной из предпосылок всемирного расселения людей. На современном этапе эта изменчивость отражает преобладающие направления действия отбора на генофонды человеческих популяций в разных местообитаниях на заре развития человечества.

12.3. АНТРОПОГЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ГОРОДОВ

Отличительная черта антропогенных экосистем состоит в том, что доминирующий экологический фактор в них представлен сообществом людей и продуктами его производственной и общественной деятельности. Благодаря целенаправленной преобразующей активности человека в отношении природы антропогенным экосистемам свойственно преобладание искусственной среды над естественной. Последняя входит в среду обитания людей в очеловеченном виде, приспособленной к нуждам людей, включенной в круг их трудовых, культурных, бытовых интересов. Преобразующая деятельность людей в современных условиях строится, как правило, на основе предварительного планирования, однако предполагаемый ход развития антропогенных экосистем нередко искажается благодаря действию стихийных, неучтенных человеком заранее сил. В результате возникают состояния «экологических стрессов», которые могут в перспективе привести к экологическому кризису.

Важнейшие современные антропогенные экосистемы — города, сельские поселения, транспортные коммуникации — характеризуются определенным сочетанием биоприродных и хозяйственно-культурных условий. Медико-санитарная оценка антропогенных экосистем приводится в курсе гигиены. Рассмотрим в качестве примера такой системы города, в которых наиболее заметны положительные и отрицательные стороны процесса превращения естественных экосистем в антропогенные. Города в истории человечества представляют особую среду обитания с неповторимым, качественно новым сочетанием производственных и социально-бытовых условий. Они возникли всего около 7000 лет назад. К 1950 г. в них проживало 28%, а к 1970 г. 40% населения планеты. В 2000 г., согласно расчетам разных исследователей, ожидается дальнейшее возрастание доли городского населения от 56–62 до 70–90%. В настоящее время более трети горожан проживают в городах с числом жителей не менее 1 млн. В странах с высокой плот-

ностью населения происходит слияние соседних городов, что приводит к образованию мегаполисов — обширных территорий с высоким уровнем урбанизации.

Урбанизация в целом явление прогрессивное. В связи с концентрацией производства, научных и культурных учреждений, учебных заведений она создает благоприятные условия для производственной деятельности и организации быта людей — легче решаются вопросы трудоустройства, образования, снабжения продовольствием, медицинского обслуживания, быта.

Вместе с тем в городах наиболее выражены изменения природной среды. Так, климатические факторы действуют в черте города с иной интенсивностью, чем на территории, его окружающей. Обилие промышленных и бытовых отходов приводит к необычному распределению в почве, водах, растительности городов многих микроэлементов, т. е. к геохимическим аномалиям. Города отличаются высокой плотностью населения, что создает благоприятную обстановку для распространения инфекционных заболеваний.

Благодаря загрязнению воздуха аэрозолями, препятствующему ночному излучению тепла, накоплению тепла каменными зданиями, тепловым выделениям промышленных предприятий и транспорта, средняя годовая, месячная, суточная температура в городах на несколько градусов выше, чем на окружающей территории. В Сан-Франциско, например, температура воздуха на окраинах на 6–7°C ниже, чем в центре. Это типично и для других крупных городов. Нередко в таких городах в летнее время образуются «острова жары», что оказывает резкое отрицательное воздействие на здоровье людей. Так, в июне 1966 г. в США прошла волна высоких температур и в центральных районах многих крупных городов благодаря возникновению «островов жары» при среднесуточной температуре воздуха 35°C фактическая смертность превысила ожидаемую на 27%, при температуре 37,8°C — на 75%, при 40,6°C — на 200%, при 43,3°C — на 546%.

Задымленность воздуха снижает в городах интенсивность ультрафиолетовой радиации зимой на 30%, а летом — на 5%. Длительность солнечного освещения сокращается на 5–15%. Развивается «световой голод», который вызывает авитоминоз D, способствует повышенной утомляемости людей, ухудшению их самочувствия и настроения, снижению сопротивляемости к инфекционным и простудным заболеваниям. При сокращенном световом дне ослабевают антимикробные свойства среды. Так, по сравнению с больными из сельской местности у горожан, больных хроническими формами воспаления легких, в мокроте чаще обнаруживаются стафилококки и стрептококки. К техногенным факторам, достигающим в городах значительных величин, кроме загрязнения среды, относятся шум и вибрация.

Среди социальных факторов наибольшее влияние на здоровье людей имеет высокая плотность (контактность) населения в условиях города. С одной стороны, этот фактор имеет положительное значение для организации производства, а с другой — нередко приводит к перенапряжению нервной системы. Города отличаются в целом все более возрастающим темпом жизни, но наряду с этим образ жизни горожан

становится все менее подвижным. Падение физической активности вызывает детренированность сердечно-сосудистой системы.

Для питания современного городского населения типично повышение калорийности пищи, увеличение в рационе жиров и углеводов, уменьшение потребления растительной пищи и молока. Одновременно сокращается доля продуктов, нерафинированных или не имеющих химических добавок.

Таким образом, город как особая антропогенная экосистема имеет и положительные, и отрицательные стороны. Урбанизированная среда характеризуется повышением уровня жизни, снижением общей заболеваемости, что проявляется в росте такого показателя, как средняя продолжительность жизни. В конце XIX века мужчины в России жили в сельской местности дольше, чем в городе, на 3,4 года, в Пруссии — на 3,9 года, в Великобритании — на 8,8 лет, в США — на 10 лет. В 1926—1927 гг. средняя продолжительность жизни в городах СССР была выше, чем в селах, почти на 1 год. На рубеже 50—60-х годов этот показатель для города и села сравнялся. Вместе с тем на фоне снижения общей заболеваемости в городах повышается частота заболеваний, ранее не имевших широкого распространения. Уровень заболеваемости болезнями органов кровообращения, дыхания, нервной системы среди городского населения выше в 1½—2 раза. Города отличаются более низкими показателями рождаемости. В 1973 г. при сопоставимых показателях смертности прирост составил в городах 5,9, а в сельской местности 8,9 человек на 1000 населения.

12.4. АДАПТАЦИИ ЧЕЛОВЕКА К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Биологические адаптации рассмотрены выше (см. 7.4.8). Благодаря биосоциальной природе адаптации людей к условиям обитания имеют отчасти биологическую, но главным образом социальную природу. В настоящее время преобладающее значение для освоения человеком новых сред обитания и создания лучших условий жизни в уже освоенных средах имеют социально-гигиенические мероприятия, результатом которых служит совершенствование средств и систем жизнеобеспечения, достижение состояния комфорта в местообитаниях людей. Адаптации создаются по отношению к факторам как природной, так и искусственной среды, поэтому они носят не только экологический (в узком смысле этого термина), но и социально-экономический характер. Так как каждый человек представляет собой индивидуальность, экологические и социально-экономические адаптации дополняются психологическими адаптациями. Индивидуальные и групповые адаптации человека в отличие от биологических адаптаций растений и животных обеспечивают наряду с выживанием и воспроизведением потомства выполнение им социальных функций, важнейшей из которых является общественно полезный высокопроизводительный труд.

Социально-гигиенические мероприятия, направленные на оптимизацию условий жизни и производственной деятельности, включают устройство жилищ и других помещений, конструкцию одежды, организацию питания и водоснабжения, рациональный режим труда и

отдыха, сознательную направленную тренировку организма и многое другое. При этом исходят из принципа «разумного максимума» удобств, при котором поддерживается высокая работоспособность и сохраняется здоровье населения, но в то же время не допускаются изживание организма и чрезмерные экономические затраты.

Хотя в основе адаптации человека лежат социально-экономические механизмы, важная роль принадлежит также состоянию естественных приспособительных и защитных механизмов, составляющих биологическое наследство людей. Достаточно демонстративно эта роль выявляется при переходе в местообитания с экстремальными условиями, которые создаются благодаря наличию на заселяемой территории экологического фактора или комбинации факторов, оказывающих на здоровье человека выраженное неблагоприятное действие. Они могут складываться не только в естественных (Арктика, высокогорье), но и в антропогенных (крупные города) местообитаниях. Так, выходцев из зоны умеренного климата, прибывающих на работу в Арктику или Антарктиду, встречают суровый климат, необычные для средних широт атмосферные явления, резко пониженное количество микроорганизмов в почвах и воздухе, жизнь в относительно малочисленных, скученных коллективах. Как правило, такие люди по прибытии в Заполярье длительное время испытывают болезненные состояния и ощущения, усиливающиеся, например, при смене полярных дня и ночи. Они проявляются в повышении артериального давления и учащении пульса, которые сменяются затем понижением давления, иногда до уровня 70/30 мм рт. ст., и урежением пульса. Эти явления, обозначаемые некоторыми исследователями как «метеоневроз», сопровождаются падением работоспособности. Описанная ситуация находит отражение в рекомендациях гигиенистов, ограничивающих продолжительность работы для вновь прибывших в Заполярье. Так, при температуре до -30°C и скорости ветра 4—8 м/с основной состав полярной станции может работать на открытом воздухе полный рабочий день, тогда как вновь прибывшие — не более 1 ч. У полярников количество лейкоцитов в крови обычно снижено до уровня 3000—3500 в 1 мм^3 . В период смены состава зимовщиков при контакте с вновь прибывшими, как правило, наблюдается почти поголовная заболеваемость простудными и кишечными заболеваниями. Выявляются признаки утомления и даже истощения нервной системы — ухудшается оперативная память, снижается надежность работы человека, увеличивается продолжительность скрытого периода двигательных реакций.

По прошествии времени у части людей функциональные показатели возвращаются к нормальному уровню. У других они остаются измененными по сравнению с исходными значениями, наблюдавшимися до приезда в Арктику, однако восстанавливается работоспособность и самочувствие. В таких случаях говорят об акклиматизации людей к новым условиям обитания. Для растений и животных, перенесенных в необычную среду обитания, критерием акклиматизации служит их выживание, для людей — восстановление высокого уровня трудоспособности. Изменение физиологических механизмов при акклиматизации нередко имеет сложный характер. Так, у адаптированных к

жизни в холодном климате людей при охлаждении наблюдается изменение кровоснабжения кожных покровов. При этом степень изменения различается в разных частях тела. У акклиматизированных в Заполярье людей, например, на холоде тепловой поток с рук возрастает на 40%, тогда как с груди — на 19%. Таким образом, благодаря поддержанию достаточно высокой температуры сохраняется работоспособность рук.

Длительное существование групп людей на территориях, различающихся преобладающими климатическими, алиментарными и другими факторами, привело к образованию воспроизводящихся в ряду поколений комплексов признаков. Эти комплексы соответствуют экологическим типам людей и обуславливают более высокий уровень приспособленности к проживанию в определенной биогеографической среде за счет биологических механизмов. Такое положение свидетельствует об относительности понятия экстремальности природных условий в тех или иных регионах планеты. Вместе с тем перед человечеством стоит задача глубокого освоения и более плотного заселения малокомфортных территорий — пустынь и полупустынь, высокогорных, полярных, тропических районов, дна озер и морей, на долю которых приходится 71% поверхности планеты, космоса. Признаки экстремальности приобретают и некоторые антропогенные факторы среды обитания людей. Решение этих задач стоит в связи с социально-экономическим прогрессом человечества.

Раздел IV БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПАРАЗИТИЗМА

Глава 13 ПАРАЗИТИЗМ КАК ФОРМА БИОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

Качественная особенность живых организмов состоит в непрерывной связи с окружающей средой — живой и неживой природой. Биотические связи (между живыми организмами) характеризуются большой сложностью и разнообразием, но в основе их лежат прежде всего пространственные и пищевые отклонения. Такие типы связей объединяют между собой различные компоненты биогеоценозов и антропогеоценозов.

13.1. ФОРМЫ БИОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В ПРИРОДЕ

Различают следующие формы взаимоотношений между особями различных видов: симбиоз, квартиранство, комменсализм, хищничество и паразитизм.

Симбиоз (от греч. *syn* — вместе, *bios* — жизнь) — обоюдопользное сожительство, при котором оба партнера приносят пользу друг другу. Так, в кишечнике человека живут кишечные бактерии эшерихии, которые питаются его содержимым и в свою очередь способствуют выработке витаминов группы В, а также обладают способностью подавлять активность возбудителей кишечных заболеваний, например брюшного тифа и бактериальной дизентерии.

Следует иметь в виду, что иногда употребляют термин «симбиоз» в широком смысле слова, объединяя этим понятием все формы отношений между организмами. В этом случае взаимовыгодное сожительство или собственно симбиоз обозначают термином «мутуализм».

Квартиранство — пространственная форма связи, поскольку оба партнера в этом случае могут быть индифферентны друг к другу или извлекает пользу только один партнер, который использует организм или убежище другого в качестве места обитания. Так, норы грызунов используются другими животными (пауки, москиты, блохи и др.); молодь некоторых морских рыб держится около щупалец медуз и в случае опасности прячется под их зонтом.

Комменсализм (от фран. *commensal* — сотрапезник) — выражается не только в пространственных, но и в пищевых связях. Один из партнеров использует для питания или излишки, или отходы пищи другого, не причиняя ему вреда. В качестве примера можно привести ротовую амёбу, обитающую в ротовой полости человека.

Хищничество — однократное использование добычи хищником, так как используемый организм погибает.

Паразитизм (от греч. *parasitos* — тунеядец) — представляет собой форму взаимоотношений между организмами различных видов, при которой один организм (паразит) использует другого (хозяина) как источник питания и место обитания, причиняя ему вред, но, как правило, не уничтожая его.

Паразитический образ жизни обычно служит специфическим признаком вида, он свойствен всем особям без исключения и закреплен филогенетически.

Формы проявления паразитизма чрезвычайно многообразны. Паразиты могут обитать в различных тканях и органах хозяина, питаться его тканями или переваренной пищей, проводить на теле или в теле хозяина всю свою жизнь или только часть ее, а также быть постоянными паразитами или временными. Даже такое свойство паразитов, как вредность, проявляется не всегда, а зависит от вида и состояния паразита и хозяина и окружающей среды. Так, например, мелкая вегетативная форма дизентерийной амёбы при определенных условиях не обладает вредоносным действием, а под влиянием провоцирующих факторов приобретает патогенные свойства.

Наиболее близки к паразитизму хищничество и комменсализм, и в ряде случаев бывает трудно провести границу между этими формами биотических связей.

Паразитизм широко распространен в природе. По данным В. А. Догеля, существует 60—65 тыс. видов животных, ведущих паразитический образ жизни, что составляет 6—7% от общего числа всех видов на Земле. Количество паразитических форм в разных типах животного мира неодинаково. Наибольшее количество паразитов установлено в типе простейших, плоских и круглых червей, а также членистоногих.

13.2. ОБЩАЯ И МЕДИЦИНСКАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЯ. ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ

Паразитология (от греч. *parasitos* — тунеядец, *logos* — учение) — комплексная биологическая наука, изучающая явление паразитизма, биологию и экологию паразитов, а также вызываемые ими заболевания и меры борьбы с паразитами.

Медицинская паразитология изучает паразитов человека, разрабатывает научные основы борьбы с ними, а также методы диагностики, лечения и предупреждения заболеваний, вызываемых или распространяемых паразитами.

Медицинская паразитология подразделяется на 3 раздела: медицинскую протозологию, изучающую паразитов человека из типа простейших; медицинскую гельминтологию, изучающую гельминтов, паразитирующих у человека, из типа плоских и круглых червей; медицинскую арахноэнтомологию, изучающую представителей типа членистоногих (клещей и насекомых), являющихся

переносчиками, природными резервуарами и возбудителями заболеваний человека.

Основные задачи медицинской паразитологии следующие:

— изучение особенностей строения паразитов на всех стадиях развития, что необходимо для точного определения вида. Правильное определение видовой принадлежности паразита имеет для врача первостепенное значение, так как помогает установить правильный диагноз, что в свою очередь определяет методы лечения. Так, ленточные черви (свиной и бычий цепень), паразитирующие в кишечнике человека, сходны по строению и циклу развития, но присутствие свиного цепня может вызвать тяжелейшие осложнения, иногда заканчивающиеся смертью больного, в то время, как заболевание, вызываемое бычьим цепнем таких осложнений никогда не дает. Правильное определение вида паразита позволяет своевременно принять соответствующие меры, предотвращающие тяжелые последствия;

— изучение систематики объектов паразитологии, их принадлежность к той или иной систематической группе для последующего определения вида;

— изучение особенностей циклов развития (экологии) паразитов и переносчиков позволяет установить пути циркуляции паразитов в природе и способы попадания в организм человека, а также определить наиболее «слабое» звено цикла для последующего воздействия на него в целях профилактики заболеваний и уничтожения паразита;

— изучение взаимоотношений в системе паразит — хозяин;

— разработка научных основ диагностики и лечения паразитарных заболеваний на основании знания вредоносного действия паразитов, а также методов профилактики и борьбы с паразитами и переносчиками;

— решение перечисленных задач определяет основную задачу медицинской паразитологии — создание системы, обеспечивающей профилактику и ликвидацию паразитарных заболеваний.

Медицинская паразитология неразрывно связана как с дисциплинами клинического, так и санитарно-гигиенического профиля, особенно эпидемиологией.

Паразиты, как уже отмечалось, могут поражать любой орган человека, поэтому врачу любой специальности в той или иной мере приходится иметь дело с паразитарными заболеваниями (рис. 171).

К врачам-терапевтам обращаются больные с поражением кишечника и желчных путей (жгутиконосцы лямблии), печени (трематоды, эхинококк и альвеококк), легких (легочный сосальщик), а также страдающие висцеральным лейшманиозом, малярией, кишечными гельминтозами и их последствиями в виде интоксикации, зловонно-гемокровием (анкилостоматоз, дифиллоботриоз и др.).

Врачи-хирурги осуществляют оперативное лечение целого ряда паразитарных заболеваний: эхинококкоза и альвеококкоза печени и легких, кишечной непроходимости, вызванной аскаридами, закупорки желчного протока аскаридами или сосальщиками, дракункулеза и т. д.

Наиболее часто с паразитарными заболеваниями приходится иметь дело педиатрам, поскольку дети в связи с недостаточно сформированной иммунологической системой чаще страдают этими заболеваниями.

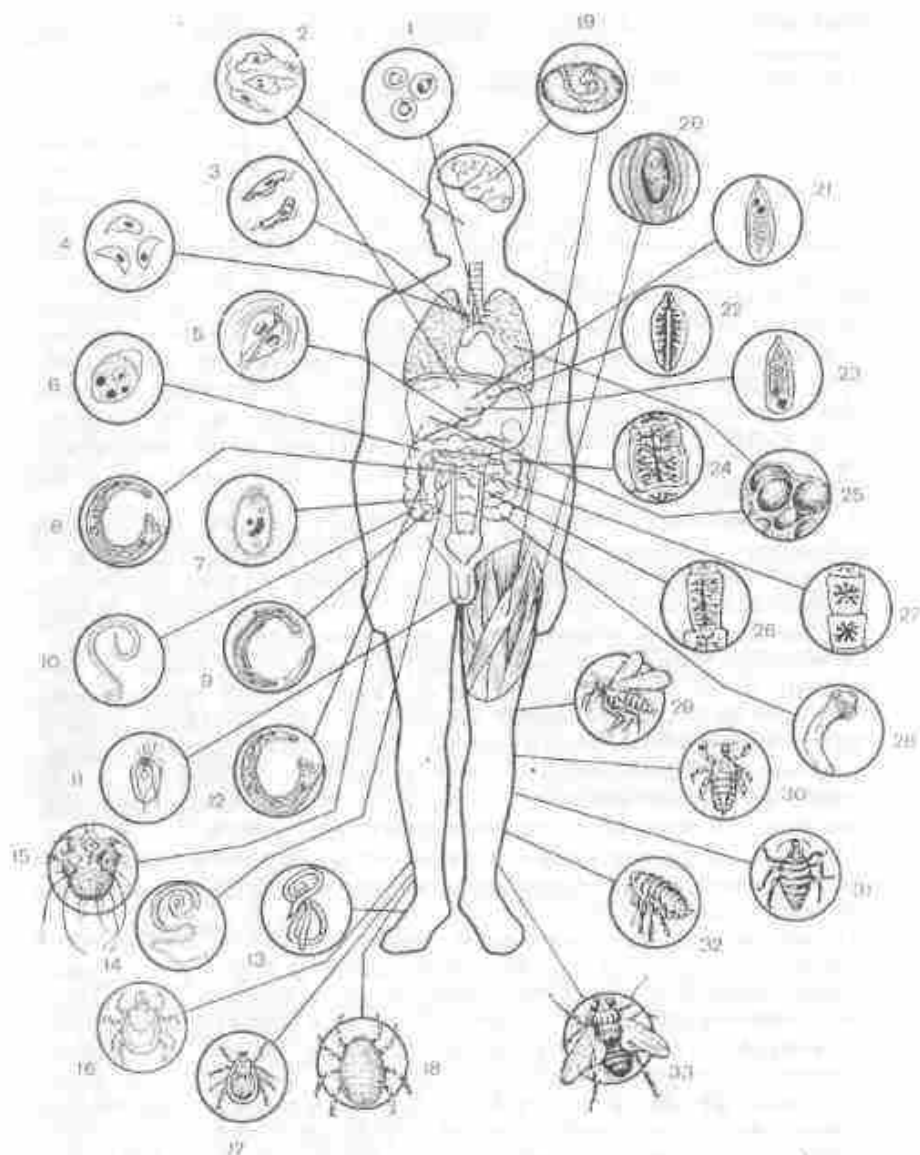


Рис. 171. Локализация паразитов человека.

1 — малярийный плазмодий в крови; 2 — лейшманиоз; 3 — трипаносома; 4 — токсоплазма; 5 — амёба; 6 — радиальный амёб; 7 — балантидий; 8 — амеба; 9 — острица; 10 — аскарида; 11 — трихинелла; 12 — трихинелла; 13 — личинка; 14 — личинка; 15 — личинка; 16 — личинка; 17 — личинка; 18 — личинка; 19 — личинка; 20 — личинка; 21 — личинка; 22 — личинка; 23 — личинка; 24 — личинка; 25 — личинка; 26 — личинка; 27 — личинка; 28 — личинка; 29 — личинка; 30 — личинка; 31 — личинка; 32 — личинка.

ми. Присутствие паразитов в ряде случаев вызывает тяжелые нарушения. Так, паразитирование анкилостомид служит причиной не только физического, но и умственного недоразвития детей.

Нейрохирургии оперативным путем удаляют финны свиного цепня или эхинококка, поражающие мозг.

Недооценка лечащим врачом сопутствующих паразитарных болезней снижает эффективность лечения и может затягивать его на длительные сроки (см. 13.4.5.). Так, при операциях на кишечнике послеоперационные осложнения в определенном проценте случаев вызваны нарушениями целостности кишечного шва аскаридами, поскольку в результате хирургического вмешательства нарушается химизм кишечника, что вызывает активные перемещения паразитов.

Следовательно, каждый врач обязан помнить о возможности паразитарных заболеваний, сопутствующих основному заболеванию человека.

Многие паразитарные заболевания распространены повсеместно (аскаридоз), зараженность в очагах может составлять 70—90% (описторхоз), в связи с чем некоторые инвазионные заболевания становятся серьезным социальным фактором. К сожалению, стойкий иммунитет ко многим паразитарным заболеваниям отсутствует и возможны многократные повторные заражения.

Знание морфологии и цикла развития паразита составляет основу, необходимую для изучения будущими врачами на последующих курсах симптомов заболевания, вызванного паразитом, установления клинического диагноза и способов лечения данной патологии.

Врачам санитарно-гигиенического профиля материал медицинской паразитологии необходим для обоснования и осуществления профилактических мероприятий.

Очерк по истории паразитологии. В самостоятельную дисциплину паразитология оформилась во второй половине XIX века. В этот период была экспериментально установлена роль комаров в переносе возбудителей малярии, обнаружены возбудители балантидиоза, лейшманиозов, лямблиоза, амёбиоза (у человека), пироплазмоза и кокцидиоза (у млекопитающих и птиц). К тому времени были расшифрованы жизненные циклы некоторых патогенных гельминтов.

Весьма весомый вклад в развитие паразитологии внесли русские ученые. А. Д. Федченко впервые описал жизненный цикл рикетии (*Dracunculus medinensis*); И. А. Порчинский опубликовал подробные данные о слепнях, комарах, оводах, мухах, Н. А. Холодковский — о вшах. Изучению комаров были посвящены работы В. В. Фавра, Н. М. Кулагина, Г. А. Кеженикова.

При советской власти паразитология вступила в новый этап своего развития. Мероприятия по профилактике и борьбе с паразитарными заболеваниями стали проводиться на строго научной основе.

Руководитель школы советских гельминтологов Герой Социалистического Труда лауреат Ленинской и Государственной премий академик К. И. Скрябин (1879—1972) организовал первый в мире институт гельминтологии, которому еще при жизни выдающегося ученого было присвоено его имя (Всесоюзный институт гельминтологии им. акад.



К. И. Скрябин (1878–1922)



Е. Н. Павловский (1884–1965)

К. И. Скрябина), а также Лабораторию гельминтологии АН СССР, являющуюся основным теоретическим центром общей гельминтологии. Значительное место в исследованиях школы К. И. Скрябина занимали практические мероприятия по борьбе с гельминтозами. Им и его многочисленными учениками были разработаны методы диагностики гельминтозов, изучены их клиника и терапия. По предложению К. И. Скрябина, комплекс мероприятий, направленных на лечение больного тем или другим гельминтозом, а также очищение внешней среды от инвазивного материала получил название дегельминтизации. К. И. Скрябиным было сформулировано учение о девакации — комплексе мероприятий, направленных на полное уничтожение некоторых видов гельминтов, а также создание условий, при которых эти виды не смогли бы возникнуть вновь. Девакация подразумевает уничтожение гельминта как зоологического вида.

Большое значение для развития паразитологии имеют труды акад. Е. Н. Павловского (1884–1965), под руководством которого успешно разрабатывалось арахноэнтомологическое направление. Им была обоснована теория об организме хозяина как среде обитания паразита и теория паразитоценозов. Последняя успешно разрабатывается и углубляется в настоящее время акад. А. П. Маркеничем. Итогом изучения переносчиков, их хозяев и путей циркуляции возбудителей в природе стало учение Е. Н. Павловского о природной очаговости трансмиссивных болезней.

Экологическая паразитология, изучающая зависимость фауны паразитов от биологического цикла и специфики физиологии их хозяев, а также от факторов окружающей среды в нашей стране развивалась под руководством лауреата Ленинской премии члена-корреспондента АН СССР проф. В. А. Догеля (1882–1955).

За сравнительно короткий срок обширная территория нашей страны стала одной из наиболее полно изученных в паразитологическом отношении. Достижения в области паразитологии нашли широкое применение в медицинской практике.

13. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ПАРАЗИТОЛОГИИ

13.3.1. Экологические основы классификации паразитизма

Формы паразитизма в природе чрезвычайно разнообразны. Паразиты подразделяются на истинных и ложных, временных и постоянных.

Истинные паразиты связаны с хозяином на значительном протяжении (большем или меньшем) жизни. Паразитический образ жизни в данном случае обусловлен филогенетически и служит специфическим признаком вида.

Ложный паразитизм состоит в том, что отдельные особи свободно живущего вида случайно попадают в организм особи другого вида, где сохраняют некоторое время жизнеспособность и вызывают нарушения нормальной жизнедеятельности хозяина. Примером может служить попадание личинок комнатной мухи или палаточных мух в кишечник человека.

Не всегда удается четко разграничить истинный и ложный паразитизм. Например, у таких паразитов, как комары и москиты, кровью питаются только самки и только в определенные периоды своей жизни, в то время как самцы ведут свободный образ жизни.

Временные паразиты (в основном кровососущие членистоногие) только часть своей жизни находятся в непосредственном контакте с хозяином, как правило, в процессе питания. Длительность сроков питания и степень связи с хозяином варьирует.

Постоянные паразиты подразделяются на относительно постоянных и безусловно постоянных. Первые проводят на хозяине только одну из фаз своего жизненного цикла (личиночную или имагинальную), а в течение остальной части цикла ведут свободный образ жизни.

Безусловно постоянные паразиты проводят всю жизнь из тела хозяина или внутри его и не могут существовать во внешней среде. Постоянные паразиты могут быть связаны только с одним хозяином (виш) или переходить от хозяина одного вида к хозяину другого вида. В последнем случае передача паразита происходит непосредственно от одного хозяина к другому без выхода во внешнюю среду. Так, малярийный плазмодий передается от человека к комару при сосании последним крови больного. Личинки трихинеллы, живущие в мышцах, передаются непосредственно от свиньи к человеку.

Резкую границу между постоянным и временным паразитом также трудно провести.

В зависимости от локализации паразитов в организме хозяина различают паразитов наружных и внутренних.

Эктопаразиты (наружные) обитают на внешних покровах

хозяина (кожи, волосы). К ним относятся кровососущие насекомые и клещи.

Эндопаразиты (внутренние) паразитируют во внутренних органах, тканях, клетках, целомической полости хозяина и практически могут поражать любой орган. Известны паразиты кишечника (ленточные и круглые черви, простейшие), паразиты печени (сосальщики), паразиты легких (легочный сосальщик), мочеполовой системы (шистосомы, простейшие) и т. д. В большинстве случаев локализация тех или иных видов паразитов строго определена.

В то же время многие паразиты могут паразитировать в разных органах хозяина. Например, возбудитель висцерального лейшманиоза живет в печени, селезенке, костном мозгу и лимфатических узлах. Личинки свиного цепня могут развиваться в мышцах, глазах, мозгу.

Один и тот же паразит может на разных стадиях развития поражать различные органы. Так, малярийный плазмодий сначала развивается в печени, а затем в эритроцитах человека.

13.3.2. Понятие о хозяине

Хозяева паразитов подразделяются на промежуточных, окончательных, резервуарных.

Хозяином паразита называют живой организм, используемый паразитом как источник питания и место обитания. Ряд паразитических форм — разные периоды жизненного цикла переходят от хозяина одного вида к другому. Это явление получило название смены хозяина. Например, личиночные формы бычьего цепня развиваются в организме крупного рогатого скота, а половозрелые формы только у человека. В соответствии с этим различают промежуточных и основных или окончательных хозяев.

Окончательным (основным или дефинитивным) хозяином называют организм, в котором паразит находится в половозрелой форме или размножается половым путем.

Промежуточным хозяином называют организм, в котором паразит находится в личиночной стадии или размножается бесполом путем. Выделяют также категорию резервуарных хозяев. В них паразит сохраняет жизнеспособность, происходит его накопление, что повышает выживаемость вида, но дальнейшее развитие его не происходит.

13.3.3. Происхождение паразитизма

«Явление паразитизма имеет многообразное происхождение. Даже один и тот же вид паразитизма, например, эктопаразитизм, у разных животных мог возникнуть разными путями» (В. А. Догель).

Наиболее изучен переход свободноживущих форм к эктопаразитизму. Большинство эктопаразитов перешло к паразитизму от хищничества путем постепенного удлинения сроков питания и контакта с хозяином. В процессе эволюции можно проследить увеличение продолжительности сроков питания. Самки москита питаются меньше

минуты, личинка иксодовых клещей — 5—8 дней, а половозрелые формы — от 5 до 14 дней, блохи проводят на хозяине большую часть своей жизни,вши — всю жизнь.

Второй путь перехода к паразитизму можно проследить на примере птичьих клещей-пухоедов. В этом случае паразитизм возникает на основе комменсализма. Вероятно, предки клещей-пухоедов были комменсалами птиц, обитавшими в гнезде, где они питались органическими остатками, скапливавшимися на дне гнезда. Постепенно клещи стали переходить с подстилки на хозяев гнезда и питаться ороговевшими придатками кожи и в конечном счете превратились в эктопаразитов.

Объяснить превращение свободноживущих форм в эндопаразитов значительно труднее.

В отдельных случаях эндопаразитизм происходит из эктопаразитизма. Например, пухоед пеликана с перьев перешел в подклюновый мешок, где стал питаться кровью. Филогенетическая связь с эктопаразитизмом прослеживается в том, что яйца пухоедов откладывают на перья.

В ряде случаев возможно происхождение эндопаразитизма, например, кишечного паразитизма, из комменсализма. Кишечная среда выгодна для обитания многих форм, поскольку она богата пищевыми веществами. Среди комменсалов есть группа так называемых пищеразщитителей. Они используют не отходы пищи, а известную долю рациона хозяина, потребляя пищу, подготовленную им для усвоения, и, таким образом, причиняют ему косвенный ущерб. С увеличением количества потребляемой пищи, например за счет увеличения поверхности тела у ленточных, комменсальная форма начинает приносить прямой вред и переходит в паразитическую.

Однако основная масса случаев внутреннего паразитизма, особенно кишечного, согласно В. А. Догелю, представляет собой первичное явление, возникшее благодаря случайному заносу в пищеварительную систему яиц или покоящихся стадий различных свободно живущих организмов.

13.3.4. Взаимоотношения в системе паразит — хозяин на уровне особей

Паразит и хозяин составляют взаимосвязанные элементы единой биологической системы «паразит—хозяин», обитающие в конкретных условиях среды.

Для конкретизации их взаимодействия рассмотрим раздельно действия паразита на хозяина, хозяина на паразита и воздействие среды на обоих партнеров.

Паразит обычно оказывает вредоносное действие на хозяина, вызывая заболевание. Такое свойство паразита обозначают как патогенность (от греч. *pathos* — страдание, *genesis* — развитие). В противоположность этому формы, не обладающие способностью вызывать заболевание, называются непатогенными.

Действие паразита на хозяина. Воздействие паразита на хозяина разнообразно. Механическое воздействие проявляется в виде поврежде-

ний тканей, наносимых органами прикрепления (крючья, присасывательные щели, присоски) или частями ротового аппарата паразита.

Ряд крупных кишечных паразитов (широкий лентец, аскарида и др.) могут вызвать закупорку просвета и даже разрыв кишечника. Желчные протоки печени нередко закупориваются печеночными сосальщиками.

Наряду с половозрелыми особями механические повреждения могут причинять личиночные формы, проникая через неповрежденную кожу (личинки кровяных сосальщиков).

Яйца кровяных сосальщиков, имеющие своеобразный щип, проходя через стенки сосудов и слизистую оболочку мочевого пузыря или стенки кишечника, сильно их травмируют. Скопление яиц паразитов в печени, застоя крови, вызывает цирроз печени.

Токсическое действие оказывают продукты жизнедеятельности паразита. Например, выход продуктов диссимилиации малярийных плазмодиев из эритроцитов и плазму вызывает лихорадочные приступы у больного. С помощью многочисленных экспериментов доказано, что полостная жидкость и экстракты тканей аскариды и других червей обладают высокой токсичностью. При введении в вену собаки полостной жидкости человеческой или лошадиной аскариды, наблюдается снижение кровяного давления, одышка, торможение свертывания крови, что в конечном итоге вызывает смерть животного.

Токсическое действие гельминтов проявляется у больного в потере аппетита, уменьшении массы тела, малокровии, повышенной утомляемости, бессоннице, тошноте, рвоте, снижении работоспособности, поносе и т. д. Токсические продукты жизнедеятельности анкилостом вызывают у детей задержку не только физического, но и умственного развития.

Питание паразитов происходит за счет хозяина. Паразиты поглощают тканевую жидкость, ткани, кровь, а также переваренную пищу. Особенно много пищи поглощают кишечные гельминты, в частности ленточные черви, имеющие в длину несколько метров. Развивающийся бычий цепень увеличивается за месяц в длину на несколько метров, а в день на 7—10 см. Для осуществления таких темпов роста гельминту необходимо большое количество пищи, что может вызвать резкое истощение больного.

При паразитировании анкилостом, питающихся кровью, развивается тяжелое малокровие. Широкий лентец поглощает большое количество витамина В₁₂, что приводит к злокачественному малокровию.

Патогенное действие некоторых гельминтов связано с миграцией (передвижением) личиночных форм по организму хозяина. В процессе миграции личинки разрушают ткани, вызывают воспалительные процессы, способствуют проникновению инфекции, оказывают токсическое действие.

Личинка аскариды пробуравливает стенку кишечника, попадает в ток крови и последовательно проходит в печень, правое сердце, легкие, бронхи, трахею, глотку, откуда заглатывается в кишечник. При интенсивном заражении в печени возникают множественные кровоизли-

яния и некрозы, развиваются соединительнотканые прослойки, в легких наблюдается очаговая пневмония.

Распространение возбудителей инфекционных и инвазионных заболеваний осуществляется кровососущими эктопаразитами (вши, блохи, клещи). Исключительно важное значение для медицины имеет распространение возбудителей заболеваний человека, имеющих массовый характер, или эпидемических.

Как правило, паразит одновременно действует на хозяина различными путями, но обычно не вызывает смерти хозяина, поскольку гибель хозяина означает и гибель паразита. В процессе эволюции системы паразит — хозяин вырабатываются взаимные приспособления, обеспечивающие относительную устойчивость этой системы.

Действие хозяина на паразита. Организм хозяина также оказывает влияние на паразита, направленное на подавление его жизнедеятельности или уничтожение.

Ответные реакции хозяина можно разделить на клеточные, тканевые (местные), гуморальные (общие).

Клеточная реакция проявляется, например, в увеличении размеров клетки. Например, эритроциты, пораженные малярийным плазмодием, заметно крупнее «здоровых».

Тканевая реакция проявляется в образовании вокруг покоящейся стадии паразита соединительнотканной капсулы, которая в той или иной мере изолирует паразита от окружающих тканей.

Гуморальные реакции являются иммунологическими и заключаются в выработке защитных специфических антител в ответ на поступление антигенов, вырабатываемых паразитом.

Механизмы и формы иммунитета при паразитарных заболеваниях в принципе не отличаются от иммунитета при бактериальных и вирусных инфекциях. При заражении многими простейшими (лейшмания, трипаносомы) развивается стойкая невосприимчивость, другие протозойные заболевания (амебиаз, трихомонадоз) не дают длительного приобретенного иммунитета.

Иммунитет при гельминтозах изучен недостаточно. Установлено, что наряду со сходством защитных реакций имеется ряд особенностей, связанных со специфической структурой и биологией гельминтов.

Основное отличие состоит в кратковременности иммунологических реакций и слабой степени напряженности иммунитета, хотя в случаях трихинеллеза и шистозоматоза наблюдается стойкий иммунитет. Относительный характер иммунитета объясняют отсутствием размножения гельминтов в организме хозяина, крупными размерами и сложным строением их, что препятствует тесному контакту паразита с клетками тканей хозяина. Затрудняет выработку иммунитета и смена стадий паразита (яйцо, личинка, половозрелая форма), поскольку антигены каждой стадии специфичны. Наиболее интенсивный иммунитет развивается во время присутствия личиночных стадий, поскольку личинка имеет более тесный контакт с тканями хозяина и выделяет антигены большей активности.

За счет относительного иммунитета в очаге снижается как интенсивность (число паразитов у местного населения в среднем ниже,

чем у приезжих), так и экстенсивность (процент зараженности местного населения ниже, чем среди приезжих) заражений. Имеются данные, что в очагах аскаридоза до 25% заражений прерывается в ранней фазе, сразу после окончания миграции паразитов, т. е. половозрелые формы не образуются.

Таким образом, иммунитет при гельминтозах вырабатывается, но не обеспечивает полной невосприимчивости к повторным заражениям, а лишь снижает продолжительность жизни паразитов и их плодовитость. Отсутствие стойкого иммунитета означает возможность многократных повторных заражений, что обуславливает особенности профилактических мероприятий.

Вопрос искусственной иммунизации людей против гельминтов пока не разработан, хотя в эксперименте получены данные о возможности создания такого иммунитета.

Влияние внешней среды на систему паразит — хозяин на уровне особей. Взаимодействие паразита и хозяина происходит в конкретных условиях среды. Организм хозяина служит внешней средой для паразита. На хозяина, в свою очередь, влияет окружающая его среда, которая опосредованно оказывает влияние и на паразита. Для человека внешняя среда включает в себя как природные, так и социальные факторы. Известно, что неблагоприятные изменения физиологического состояния — охлаждение, перегревание, перенесенные заболевания, голодание, переутомление, психические травмы, — возникающие под влиянием окружающей среды, способствуют активизации паразитов. Так, непатогенная комменсальная форма дизентерийной амёбы при перечисленных условиях превращается в патогенную, вызывающую тяжелое заболевание — амёбиаз. Как показали наблюдения, переход амёб в патогенную форму часто наблюдается у раненых, поэтому в военное время численность больных амёбиазом резко увеличивается. Переход непатогенных форм амёбы в патогенные идет также гораздо интенсивнее в районах с жарким климатом, чем в районах с умеренным климатом.

Таким образом, конечный результат взаимодействия паразита и хозяина зависит от следующих факторов: видовых особенностей паразита и хозяина; индивидуальных качеств данной пары партнеров; конкретных особенностей среды обитания паразита и хозяина на фоне их филогенетического развития.

13.3.5. Паразитоценоз

В организме хозяина одновременно могут присутствовать паразиты разных видов. Они вступают во взаимодействие друг с другом, вследствие чего различные комбинации видового состава паразитов могут как усиливать, так и ослаблять совместное отрицательное воздействие.

Совокупность паразитов, населяющих организм хозяина или его отдельные органы, получила название п а р а з и т о ц е н о з.

Мысль о том, что паразиты разных видов находятся во взаимодействии, была впервые высказана Е. Н. Павловским и затем подтвержде-

на многочисленными исследованиями его сотрудников. Им же предложен термин «паразитоценоз». Наиболее изучены связи в паразитоценозах кишечника, в частности между гельминтами и простейшими. По имеющимся данным, у лиц, зараженных аскаридозом и анкилостомидозами, процент сопутствующего заражения лямблиями в 2—4 раза ниже, чем у людей, не зараженных этими видами гельминтов. В отношении ленточных червей получены противоположные результаты — при наличии карликового цепня и широкого лентеца зараженность лямблиозом в 2—3 раза выше, чем у людей, не страдающих гельминтозами.

Установлена взаимосвязь между простейшими, гельминтами и бактериями кишечника.

Известно, что бактериальная дизентерия у больных, страдающих аскаридозом и другими гельминтозами, протекает более тяжело и плохо поддается лечению. Поэтому у детей, больных дизентерией, положено проводить обследование на гельминтозы с последующей дегельминтизацией.

У инвазированных кишечными гельминтами больных тяжелее протекает туберкулез, болезнь Боткина, брюшной тиф и другие инфекционные болезни.

Знание взаимосвязей внутри паразитоценозов и их характера очень важно для врача, так как позволяет ему повысить эффективность лечения.

Дальнейшие исследования внутривидовых и межвидовых соотношений между компонентами различных паразитоценозов следует считать актуальной задачей современной эволюционной и экологической паразитологии. В настоящее время паразитоценология в нашей стране выделилась в самостоятельную науку, которая успешно развивается.

13.3.6. Морфофизиологические адаптации к паразитическому образу жизни

Переход к паразитическому образу жизни сопровождается появлением ряда приспособлений паразита к новым условиям существования.

Как правило, у паразитов развиваются органы прикрепления или фиксации, так как большинство паразитов, выйдя из организма хозяина, не может попасть к другому хозяину и погибает. Примером органов фиксации могут служить коготки вшей, присоски гельминтов, ротовой аппарат клещей и т. д.

У кровососущих характерно увеличение вместимости пищеварительной системы за счет появления слепых выростов кишечной трубки (пиявка, клещи). Кишечные паразиты обладают антиферментными свойствами, защищающими их от переваривания в кишечнике. Наконец, для паразитов характерна высокая плодовитость, поскольку в процессе цикла развития огромное количество личиночных форм погибает, не достигая половой зрелости. Как компенсация гибели личиночных форм у паразитов наблюдается мощное развитие половой системы и образование огромного количества половых продуктов.

У сосальщиков, кроме того, гибель зародышей компенсируется размножением личиночных стадий путем партеногенеза. В результате из одного яйца может образоваться множество инвазионных стадий. Развитие одних органов сочетается у паразитов с исчезновением других, не играющих существенной роли в новых условиях существования. Так, постоянство внутренней среды обитания приводит к редукции органов чувств (глаза и др.), исчезновению органов передвижения, у ленточных червей отсутствует пищеварительная система.

Глава 14

ПУТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ЗАБОЛЕВАНИЙ В ПРИРОДЕ

Для сохранения вида экто- и эндопаразиты в процессе размножения покидают организм хозяина и переходят во внешнюю среду или в организм другого хозяина.

Круг возможных хозяев и механизм передачи паразита от одного хозяина к другому или от хозяина во внешнюю среду и снова к хозяину определяют пути циркуляции паразитов и вызываемые ими заболевания.

14.1. РЕЗЕРВУАРЫ И ПЕРЕНОСЧИКИ

Источником возбудителей болезней может быть человек или животное, в организме которого паразит обитает, размножается, а затем передается новым хозяевам.

Организм, в котором возбудитель сохраняется длительное время, называется резервуаром. Для возбудителей одних заболеваний резервуаром служит человек (малярия, эпидемический сыпной и возвратный вшивый тиф и др.), для других — животные. Диким животных называют природным резервуаром. Например, грызуны служат природным резервуаром лейшманиоза, чумы, туляремии. Некоторые виды клещей могут длительное время (до 20 лет) хранить возбудителей возвратного клещевого тифа, клещевого энцефалита, туляремии.

Кроме резервуаров, для циркуляции многих возбудителей необходимы переносчики, роль которых выполняют кровососущие членистоногие (насекомые и клещи). В результате активных перемещений переносчиков возбудители заболеваний могут распространяться на значительные расстояния.

Различают специфических и механических переносчиков. Специфическими переносчиками называют тех членистоногих, в организме которых возбудитель проходит цикл развития. Поскольку между возбудителями и переносчиками существует биологическая связь, то обычно выполнять роль последнего могут только организмы одного вида или рода (малярийный плазмодий — малярийный комар).

Механическими переносчиками называют члени-

стоногих, в организме которых возбудитель не проходит цикла развития, а лишь перемещается с помощью их в пространстве. Так, на наружных покровах, лапках, а также в кишечнике комнатной мухи могут находиться возбудители различных заболеваний. Механическими переносчиками одного и того же возбудителя могут быть членистоногие различных видов (комнатная муха, таракан, домовая муха).

Некоторые переносчики могут быть и природным резервуаром. Например, аргасовые клещи могут сохранять возбудителей возвратного тифа в своем организме до 20 лет. Блоха может при температуре 37°C сохранять возбудителей чумы до 27 дней, а при температуре 0—5°C — 358 дней.

В процесс циркуляции возбудителей заболеваний могут вовлекаться животные многих видов, связанные между собой биоценологическими связями.

14.2. ТРАНСОВАРИАЛЬНАЯ ПЕРЕДАЧА ВОЗБУДИТЕЛЕЙ

Исключительно важную роль в удлинении сроков хранения возбудителей заболеваний переносчиками играет механизм трансовариальной передачи, т. е. передача возбудителей через яйцевые клетки от одного поколения к другому. Циркулируя в организме переносчика, возбудитель может попадать в различные ткани и органы, в том числе в его яичник и в яйцеклетки. При оплодотворении такой яйцеклетки происходит нормальное развитие, но все стадии его сохраняют в себе возбудителя, а развившаяся самка в свою очередь будет передавать его последующим поколениям. В лаборатории Е. Н. Павловского была в свое время прослежена трансовариальная передача аргасовыми клещами возбудителей возвратного тифа трем последующим поколениям, теперь обнаружена передача риккетсий иксоловыми клещами двенадцати поколениям. В настоящее время обнаружена трансовариальная передача возбудителей двум поколениям у москитов.

14.3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КЛАССИФИКАЦИИ БОЛЕЗНЕЙ

14.3.1. Инвазионные и инфекционные болезни

Болезни человека и животных классифицируют прежде всего по причинам, их вызывающим. Различают инфекционные и инвазионные (паразитарные) заболевания.

Инфекционные заболевания вызываются различными микроорганизмами — бактериями, спирохетами, вирусами, грибами.

Инвазионные или паразитарные болезни вызываются патогенными простейшими (протозоозы), гельминтами (гельминтозы), насекомыми (энтомозы).

Название паразитарных болезней образуется из корней родового названия паразита и суффикса «аз», «оз», «ез». Например, заболевание, вызываемое лейшманиями, — лейшманиоз, трематодами — трематодоз, дизентерийной амобой — амебиаз и т. д.

Кроме того, болезни классифицируют по способу передачи болезнетворного начала. Так, различают пищевые — паразитарные болезни, возбудители которых попадают в организм хозяина через рот вместе с пищей, водой или через грязные руки (дизентерия, гельминтозы, брюшной тиф), и контактные — возбудители проникают через неповрежденную кожу или слизистые при соприкосновении с зараженными предметами, почвой или водой. Проникать таким путем из почвы могут личинки нематод (анкилостомы). Чесоточный зудень переходит к здоровому человеку через рукопожатие с больным и т. д.

14.3.2. Трансмиссивные болезни

Возбудители трансмиссивных заболеваний передаются посредством переносчиков. К ним относятся как паразитарные, так и инфекционные болезни. Различают облигатно-трансмиссивные и факультативно-трансмиссивные заболевания.

Облигатно-трансмиссивные болезни передаются от одного хозяина к другому только через переносчика. Например, малярией или сыпным тифом человек может заразиться только через укуса насекомого, так как возбудитель должен попасть в кровь.

Факультативно-трансмиссивные болезни могут передаваться как через переносчика, так и без него другими путями, т. е. участие переносчика не обязательно. Примером таких заболеваний могут служить туляремия и чума. Возбудители туляремии могут передаваться от зараженных животных к человеку как с помощью кровососущих членистоногих, так и через загрязненные фекалиями пищевые продукты и воду. Чума может передаваться человеку от грызунов через укусы блох, а также контактным путем при снятии шкур с больных животных, при соприкосновении с больным человеком.

Специфические связи между возбудителем и хозяином позволяют выделить следующие группы трансмиссивных заболеваний:

— зоонозы — болезни, свойственные только животным (малярия птиц);

— антропозоонозы — болезни, возбудители которых могут поражать как животных, так и человека. В этом случае переносчик может передавать возбудителя от животных к человеку и обратно (таежный энцефалит, лейшманиоз, чума);

— антропонозы — болезни, которые свойственны только человеку (трихомонадоз, амебиаз).

Таким образом, переносчикам принадлежит исключительно важная роль в распространении многих, иногда принимающих массовый характер, эпидемических заболеваний.

14.3.3. Природноочаговые заболевания

Основоположником учения о природной очаговости заболеваний является Е. Н. Павловский. На основании экспедиционных, полевых, лабораторных и экспериментальных работ в 1939 г. им была выделена новая категория заболеваний — заболевания с природной очаговостью.

Заболевания этой группы имеют ряд характерных особенностей: 1) циркулируют в природе независимо от человека; 2) резервуаром служат дикие животные, составляющие с возбудителями и переносчиками биocenотический комплекс; 3) распространены не повсеместно, а на ограниченной территории большей или меньшей протяженности, с определенным географическим ландшафтом, что связано с ареалом распространения компонентов биocenоза.

Примером заболевания с природной очаговостью служит таежный весенне-летний энцефалит. Дикie животные (бурундук, белка, заяц, еж, птицы), зараженные вирусом энцефалита, обитают в тайге и составляют природный резервуар. Иксодовые клещи, паразитирующие на животных, передают вирус энцефалита от одного животного к другому, благодаря чему в природе возбудители циркулируют в течение многих лет независимо от человека. Животные-резервуары, переносчики и возбудители заболевания имеют свой видовой ареал распространения, поэтому энцефалит встречается только на определенной территории и не встречается за ее пределами. Территорию, на которой обитают дикие животные, служащие резервуаром возбудителя и существование которых не связано с деятельностью человека, а также переносчики, называют природным очагом заболевания.

Таким образом, условиями возникновения и существования очага служит присутствие возбудителя, восприимчивого к возбудителю животного-резервуара, переносчика и соответствующих природных (климатических, ландшафтных) условий, обеспечивающих существование компонентов данного биocenоза. Так, природный очаг таежного энцефалита представляет собой участок неосвоенной тайги с соответствующими обитателями. Природный очаг лейшманиоза — это часть территории полупустыни или пустыни, населенная песчанками, зараженными лейшманиями, и москитами, обитающими в их норах.

Существующий природный очаг потенциально опасен для человека. Если человек оказывается на его территории (геологическая разведка, охота, экспедиция, лесоразработки и т. д.), то ему может быть передан возбудитель антропозоонозов и человек заболевает.

Зараженность животных-резервуаров и переносчиков на территории очага может быть весьма значительной. Оказалось, что зараженность песчанок в очагах лейшманиозов достигает 60%, а москитов в норах 3—6%, крысы заражены спирохетами возвратного тифа более чем в 20% случаев.

Важную роль в длительности существования очагов играет упомянутая выше способность переносчиков (клещей, насекомых) к трансвариальной передаче возбудителей заболеваний. Наряду с биотическими факторами в существовании очага определяющую роль, как уже отмечалось, играют климато-географические природные условия. Так, развитие и размножение вируса японского энцефалита в комарах возможно при температуре не ниже 21—22°C. Поэтому природные очаги энцефалита встречаются только в районах с теплым климатом, хотя ареалы комаров гораздо шире.

Иногда один и тот же ландшафт может включать очаги различных

заболеваний. Например, норы грызунов полупустынь и пустынь могут быть очагами лейшманиоза, клещевого возвратного тифа и чумы.

Первоначально природная очаговость была установлена по отношению только к трансмиссивным заболеваниям, таким, как таежный весенне-летний энцефалит, клещевой возвратный тиф, лейшманиоз и др. Позднее выяснилось, что природно-очаговый характер имеют заболевания, распространяемые без участия переносчика, — нетрансмиссивные, в том числе гельминтозы, такие, как описторхоз, парагонимоз, дифиллоботриоз и др. В природных очагах нетрансмиссивных заболеваний (токсоплазмоз, бешенство, гельминтозы) передача возбудителя осуществляется в основном пищевым и контактным путем. Перечень заболеваний с природной очаговостью в настоящее время расширился. Сюда относится чума, туляремия, клещевой возвратный тиф, лейшманиоз, таежный энцефалит, геморрагические нефрозо-нефриты, многие гельминтозы и т. д.

Учение Е. Н. Павловского о природной очаговости заболеваний сыграло огромную роль в дальнейшем развитии медицинской паразитологии. Оно определило совершенно новый подход к профилактике этой группы заболеваний. Если раньше основной мерой предупреждения заболеваний считалось лечение больных и уничтожение переносчиков, теперь основной целью стало уничтожение животных-резервуаров. Эффективность такого подхода можно показать на примере снижения частоты заболеваемости лейшманиозом. После уничтожения грызунов и обитающих в их норах москитов число больных в очагах снизилось с 90 до 0,04%.

Учение о природной очаговости заболеваний нашло быстрое признание во всем мире и принято Всемирной Организацией Здравоохранения. Во многих странах выявлены специфические для них заболевания с природной очаговостью (болезнь Чагаса в Южной Америке, трипаносомозы в Африке, шистозоматозы, желтая лихорадка и т. д.).

Глава 15

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПАЗИТОЛОГИИ

Паразитология — наука экологического профиля, поскольку паразитизм является одной из форм межвидовых отношений. Вместе с тем экологическим аспектам паразитологии (расселение паразитов, поиски хозяина, взаимоотношения паразита и хозяина) уделяется меньше внимания, чем морфологии, систематике паразитов, изучению их циклов развития и т. д.

Среди советских паразитологов вопросами экологии паразитов занимались Е. Н. Павловский, К. И. Скрябин, В. Н. Беклемишев и основатель советской экологической школы паразитологов В. А. Догель, труды которых внесли существенный вклад в развитие этого направления.

15.1. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМЕ

ПАРАЗИТ — ХОЗЯИН НА УРОВНЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Для современной экологической паразитологии характерен переход от изучения отношений в системе паразит — хозяин на уровне отдельных особей к изучению этого вопроса на уровне популяций.

Развивающаяся популяционная экология паразитов уже накопила интересный фактический материал, позволяющий дать ответ на ряд вопросов, остававшихся нерешенными.

15.2. ЗНАЧЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА КАК ФАКТОРА

УСТОЙЧИВОСТИ СИСТЕМЫ ПАРАЗИТ — ХОЗЯИН

Подход к изучению проблемы паразитизма на популяционном уровне позволил выявить ряд новых закономерностей, среди которых важно отметить неодинаковую биологическую значимость паразитизма для отдельных особей хозяина и для популяции хозяина.

На уровне отдельных особей паразит, как правило, приносит вред организму хозяина, ослабляет его жизнедеятельность иногда даже убивая его. В популяции хозяина гибель части особей под воздействием паразитов оказывается не вредной, а «полезной» для этой группы организмов. Например, при возрастании скорости размножения количество особей в популяции хозяина может превысить пищевые ресурсы, имеющиеся в ее ареале, и вызвать самоуничтожение популяции. Благодаря гибели части животных под воздействием паразитов вновь восстанавливается оптимальное соотношение между числом особей популяции и конкретными возможностями среды обитания. В результате популяция хозяина сохраняется, т. е. ее устойчивость повышается. Одновременно выживает и популяция паразита. Следовательно, паразитизм, регулируя численность популяции хозяина, повышает устойчивость системы паразит — хозяин.

Этот регулирующий механизм вступает в действие при определенных условиях — бескормица, авитаминоз, повышение плотности популяции и др. Главную роль при этом играют наиболее патогенные паразиты, вызывающие массовые острые заболевания животных или эпизоотии.

Популяции хозяина являются составным компонентом различных биогеоценозов. При резком повышении их плотности происходит разрушение нижележащих трофических уровней биоценоза, что нарушает равновесие между элементами экосистемы. Так, при резком увеличении численности насекомых, гусеницы которых питаются листьями, последние могут уничтожить листву деревьев полностью. Вызванная дефолиация означает разрушение первичного трофического уровня, что имеет тяжелые последствия для всех элементов экосистемы.

Таким образом, согласно новым данным, паразитизм следует рассматривать как экологический фактор, который регулирует численность популяции хозяина и повышает устойчивость не только простых

систем паразит—хозяин на уровне популяции, но и экосистем более сложного уровня — биосферозов.

С этой точки зрения представление о паразитарном заболевании как отрицательном явлении по отношению к природным биосферозам должно быть пересмотрено как не соответствующее сущности явления (В. Н. Беклемишев). Однако следует сразу отметить, что подобное значение паразитизма ни в какой мере не распространяется на популяции современного человечества.

Новые представления о «полезной» роли паразитизма как возможного универсального фактора, регулирующего устойчивость экосистем, позволили объяснить широкое распространение паразитизма и относительную устойчивость систем паразит—хозяин.

Получил объяснение и другой вопрос, а именно почему у хозяев паразитов, принадлежащих к высокоорганизованным группам животного мира и обладающих хорошо сформированными защитными реакциями, в процессе эволюции не выработалась защита от паразитизма. Стало очевидно, что подобные приспособления не могли закрепляться в процессе естественного отбора. В освобождаясь от паразитов популяции хозяев численность особей стала бы возрастать, что привело бы к быстрому разрушению элементов среды, необходимой для популяции, в частности к истощению пищевых ресурсов и жизненного пространства. По данным некоторых авторов у млекопитающих, наоборот, обнаружены приспособления, облегчающие паразитизм.

Современный регулирующий численность популяций хозяев механизм паразитизма является результатом длительной эволюции экосистем. В соответствии с разнообразием паразитов, их циклов и паразитических связей, паразитизм представляет собой гибкий и быстро реагирующий фактор экосистем.

Как уже указывалось выше, по отношению к популяциям человека в настоящее время паразитизм не играет положительной роли, хотя, безусловно, биологическая эволюция человека также контролировалась паразитами, поддерживавшими численность популяций людей в соответствии с экологическими возможностями среды. Считают, что на ранних этапах цивилизации рост популяции человечества еще контролировался паразитарным регулирующим механизмом и возникавшие эпидемии вызывали гибель больших масс людей. Однако с развитием хозяйственной деятельности человека и увеличением производства продуктов питания численность популяций человека стала расти, что привело к нарушениям устойчивости системы. На более поздних этапах цивилизации обществу пришлось организовывать защиту от действия паразитарного механизма и разработать для этого систему лечебных и профилактических мероприятий.

Однако в развивающихся странах, особенно в тропических, по настоящему времени паразитарные заболевания служат причиной высокой смертности среди населения. По данным ВОЗ, около 400 млн. человек поражены гельминтами, в связи с чем ежегодно погибают свыше 1 млн. детей.

Человек научился использовать паразитический механизм в своих

целях. Искусственно разводя паразитических насекомых, человек затем использует их для подавления резких всплесков численности насекомых-вредителей.

15.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАЗАРИТОВ В ПОПУЛЯЦИИ ХОЗЯИНА

В пределах одной популяции степень зараженности разных особей неодинакова. Как показали исследования, на уровне популяций распределение паразитов между особями хозяина соответствует не случайному или нормальному, а так называемому перерассеянному типу распределения, т. е. паразиты сосредоточены лишь в немногих особях хозяина, но в большом количестве.

Наиболее частая причина неоднородности заражения особей хозяина заключается в различной вероятности инвазии для различных особей хозяина и различных особей паразита. Для того чтобы распределение паразита в популяции хозяина было случайным, вероятность инвазии должна быть одинаковой для всех особей хозяина и всех особей паразита, т. е. среда должна быть однородной. Поскольку в природе такие условия отсутствуют, возникают отклонения в концентрации паразитов в отдельных особях.

Второй причиной перерассеянного распределения паразита является возможность бесполого или партеногенетического размножения паразита в организме хозяина (малярийный плазмодий в человеке, трематоды в промежуточных хозяевах и др.).

И, наконец, суперинвазия становится возможной вследствие ослабления защитной реакции хозяина, что повышает вероятность его последующих повторных заражений.

Перерассеянное распределение паразита в популяции необходимо учитывать при разработке мер борьбы и профилактики паразитарных заболеваний.

15.4. РАССЕЛЕНИЕ И ПОИСК ХОЗЯИНА

Расселение животных необходимо для избежания перенаселенности, повышающей смертность, и поэтому служит важным условием сохранения вида. Особенно важно расселение для паразитов, поскольку суперинвазия приводит к смерти хозяина и гибели паразита. Поэтому паразиты обладают способностью покидать на определенной стадии развития хозяина и находить новых хозяев.

Переход от одного хозяина к другому, обеспечивая расселение паразита, одновременно влечет за собой высокую его смертность, поскольку вероятность нахождения нового хозяина, как правило, крайне мала. Гибель большого числа особей на разных стадиях цикла развития паразита компенсируется высокой плодовитостью паразитических форм.

Расселение паразитов происходит различными способами и на различных стадиях жизненного цикла.

Наиболее часто переход от одного хозяина к другому осуществляет-

ся с помощью свободноживущей (находится вне организма хозяина), активной подвижной (личинка) и неактивной покоящейся (яйцо, циста, спора) стадий. Последняя имеет защитные приспособления (оболочка), обеспечивающие переживание неблагоприятных условий, и обычно неподвижна. Благодаря этому она не может обеспечить расселение в пространстве, но позволяет продлить срок существования паразита, т. е. обеспечивает его расселение во времени, что повышает шансы на встречу с новым хозяином.

Активная подвижная стадия (церкарий, раббитная, филариевидная личинка) способствует расселению паразита в пространстве, обычно не питается и живет недолго. Кроме функции расселения, она выполняет и функции поиска хозяина.

Включение в цикл развития промежуточного хозяина дает возможность паразиту избежать неблагоприятных воздействий среды и продлить срок своего существования.

Расселению паразита способствует также перемещение хозяев. Особенно эффективно перемещение окончательного хозяина, содержащего половозрелые формы и рассеивающего яйца по территории обитания.

Если цикл развития паразита включает переносчика, то функцию поиска нового хозяина выполняет переносчик. При наличии в цикле промежуточного хозяина паразит, как правило, не участвует в поиске окончательного хозяина, а попадает к нему благодаря существующим пищевым связям.

Паразиты могут изменять поведение промежуточных хозяев таким образом, что шансы попасть к окончательному хозяину будут повышаться. Например, муравьи, зараженные метасцеркариями трематод, выползают на кончик травинки и здесь впадают в состояние своеобразного оцепенения, что обеспечивает заглатывание их травоядными животными. Рыбы, зараженные некоторыми видами цестод, значительно медленнее плавают, отчего становятся добычей хищников в первую очередь.

У многих паразитов вероятность встречи с хозяином облегчается за счет синхронизации их цикла развития с циклом развития хозяина или переносчика. Так, у трематоды, паразитирующей в мочевом пузыре лягушки, яйца созревают и выделяются в тот период, когда лягушки переходят в воду для размножения (продолжительность периода почти неделя). Из отложенных яиц паразита инвазионные личинки выходят в тот момент, когда у головастика появляются жабры, на которых личинки паразитируют. Таким образом, и инвазионные стадии, и хозяева находятся одновременно в одном месте, синхронность циклов развития паразита и хозяина вызывается одновременным воздействием гипофизарного гормона лягушки и на организм паразита.

Яйца *Schistosoma haematobium* выделяются из организма человека с мочой, причем наибольшее их количество поступает в полость мочевого пузыря в полдень, когда вероятность купания особенно велика (промежуточный хозяин — водный моллюск).

Примером синхронизации циклов паразита и переносчика может служить филария *Wuchereria bancrofti*, личинки которой поступают в

периферические сосуды человека в ночные часы, т. е. в то время, когда переносчик комар рода *Mansonia* нападает на человека для сосания крови. В дневные часы личинки концентрируются в сосудах внутренних органов.

15.5. ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Объектом медицинской паразитологии, как уже отмечалось, служат паразиты и переносчики, принадлежащие к различным группам животного мира. Необходимой предпосылкой их изучения является знание основ систематики или классификации животного мира.

Систематика — наука, подразделяющая животных и растительный мир на соподчиненные группы в зависимости от их сходства или различия, и строящая систему животного мира. Возникновение систематики было вызвано необходимостью ориентироваться в многообразии животных форм. Первоначально ее задача была чисто практической и состояла в выделении полезных и вредных для человека организмов (съедобные, несъедобные, ядовитые, неядовитые). С момента появления теории Ч. Дарвина и до настоящего времени основной задачей систематики является отражение исторического родства существующих форм.

Принципы систематики были разработаны шведским естествоиспытателем К. Линнеем (1707—1778) и изложены в работе «Система природы» (1735). К. Линней выделил четыре систематические категории: вид, род, отряд и класс. Вид, по К. Линнею, наименьшая систематическая единица, объединяющая организмы, наиболее сходные между собой. Сходные виды объединяются в род, роды — в отряд, отряды — в класс, который представлял высшую систематическую единицу. Весь животный мир, по К. Линнею, включал всего 6 классов: млекопитающие, птицы, галы, рыбы, насекомые и черви.

Система К. Линнея была искусственной, поскольку не отражала реального исторического родства между организмами, так как в основу деления на группы было положено формальное сходство отдельных признаков.

Многие классификации, создававшиеся в последующие годы, также были искусственными или в значительной мере формальными. Современная система животного мира является результатом длительного развития биологических наук. Она естественна и отражает реальные филогенетические связи между группами организмов, поскольку в основу классификации положена совокупность признаков организмов.

Система соподчиненных групп современной классификации включает вид (*species*), род (*genus*), семейство (*familia*), отряд (*ordo*), класс (*classis*) и тип (*typus*). Для некоторых групп применяют промежуточные группы, подтипы, подотряды, подсемейства. Количество видов в животном мире составляет более 2 млн., типов — свыше 20.

В систематике принята двойная, или бинарная, номенклатура, впервые введенная К. Линнеем. Сущность бинарной номенклатуры состоит в том, что каждый вид имеет двойное наименование. Первое

слово означает название рода, к которому относится вид, второе — собственно видовое название. Например, клещ таежный — *Ixodes persulcatus*, клещ собачий — *Ixodes ricinus* (слово *Ixodes* означает название рода, а *persulcatus* и *ricinus* — название видов). Бинарная номенклатура представляет общепринятую международную систему, в которой используется только латинская терминология. Благодаря этому возможно взаимопонимание специалистов любых стран.

Врачу необходимо знать систематическое положение важнейших паразитов человека и уметь определять их видовую принадлежность, поскольку каждый вид обладает своими особенностями строения и экологии. Без этого невозможно поставить точный клинический диагноз и обосновать соответствующие меры профилактики.

Глава 16

ПРОСТЕЙШИЕ

(МЕДИЦИНСКАЯ ПРОТОЗООЛОГИЯ)

К типу простейших (Protozoa) относится ряд патогенных для человека форм, поражающих отдельные ткани и органы и вызывающих заболевания различной тяжести, в том числе и с летальным (смертельным) исходом.

Наука о паразитических простейших — возбудителях болезней человека — носит название протозоологии и является важным разделом в подготовке врачей разных специальностей.

Морфологическая характеристика. По строению соответствуют отдельной клетке многоклеточных (отсюда название «одноклеточные»), по функциям — целому самостоятельному организму. Принципиальным отличием простейших от клетки многоклеточных служит специализация последних, т. е. каждый вид клеток выполняет в организме какую-нибудь одну функцию и потому зависит от деятельности других клеток и не может существовать изолированно. В противоположность этому единственная клетка, которая представляет собой организм простейших, передвигается, захватывает пищу, размножается, защищается от врагов, т. е. обладает всеми свойствами целого организма и физиологически ему соответствует. Поэтому в настоящее время простейших называют организмами на клеточном уровне. В системе животного мира простейшие представлены всего одним типом.

Тело простейших имеет микроскопические размеры и состоит из тех же компонентов, что и клетка многоклеточных — наружной мембраны, цитоплазмы, ядра и органоидов.

Наружная мембрана имеет типичное трехслойное строение, но за счет дополнительных образований у некоторых видов может достигать большой толщины и плотности. Цитоплазма подразделяется на два слоя: наружный и внутренний. Наружный слой (эктоплазма) более плотный, однородный и прозрачный, внутренний (эндоплазма) — зернистый, имеет более жидкую консистенцию. В эндоплазме находятся органоиды общего назначения — митохондрии, эндоплазматиче-

ская сеть, сетчатый аппарат и др. Кроме того, в соответствии с функциями, присущими целому организму, простейшие имеют органоиды специального назначения, осуществляющие функции переваривания, питания, выделения, защиты и др.

Органоидами движения простейших служат: 1) псевдоподии или ложноножки, представляющие собой временные выросты цитоплазмы; 2) жгутики — постоянные органоиды, имеющие вид длинной тонкой нити, начинающейся обычно на переднем конце; 3) реснички — постоянные органоиды, представляющие собой многочисленные короткие нити.

Строение органоидов питания не одинаково и зависит от способа питания разных простейших. Большая часть простейших питается частицами твердой пищи. У таких организмов для переваривания пищи существует пищеварительная вакуоль — капля жидкости, содержащая пищеварительные ферменты, которая образуется при поступлении пищи в эндоплазму. Пищеварительная вакуоль окружает пищевую частицу и перемещается по телу простейшего. Пища переваривается и всасывается в цитоплазму. Остатки непереваренной пищи вместе с пищеварительной вакуолью выбрасываются наружу.

Многие простейшие, ведущие паразитический образ жизни, усваивают пищу всей поверхностью тела, используя в основном механизм пиноцитоза. Наконец, небольшая группа простейших питается подобно растениям и имеет хлоропласты.

Органоиды выделения представлены сократительной или пульсирующей вакуолью, имеющей вид небольшого пузырька, наполненного жидкостью, который периодически увеличивается, достигая определенного объема, а затем сокращается, выбрасывая жидкость наружу. Накопление и сокращение ритмически чередуются. Основная функция сократительной вакуоли — поддержание осмотического давления на постоянном уровне. Концентрация минеральных и органических веществ, определяющая осмотическое давление, в теле простейших выше, чем в окружающей среде, поэтому вода по закону осмоса¹ постоянно поступает в цитоплазму. Если воду не удалить, то произойдет набухание и гибель простейшего.

У паразитических и морских форм, обитающих в среде с более высоким осмотическим давлением, сократительная вакуоль может отсутствовать.

Одновременно с излишками воды через сократительную вакуоль удаляются жидкие продукты диссимилиации и осуществляется снабжение клетки кислородом, поступающим с водой.

Органоиды защиты см. 16. 4.

Большинство простейших имеет одно ядро, но существуют и многоядерные формы. Ядро имеет строение, характерное для эукариот. Морфология и формы деления ядер разнообразны, но, как

¹ Явление осмоса состоит в следующем: если два раствора с разной концентрацией разделены полупроницаемой мембраной, то растворитель (вода) переходит из раствора с меньшей концентрацией в раствор с большей концентрацией.